Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

E. v. HOLST
SEEWIESEN/OBB.

H. H. WEBER
HEIDELBERG

43. BAND, 1. HEFT

MIT 66 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 25. FEBRUAR 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 35.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 1. Heft

Seite

WESEMEIER, H., Untersuchungen über die Stoffwechselreduktion. Ein intra- und interspezifischer Vergleich an 17 Molluskenarten. Mit 8 Textabbildungen 1

WIESER, W., and J. KANWISHER, Growth and metabolism in a marine nematode, *Enoplus communis* BASTIAN. With 4 Figures in the Text 29

NICKEL, E., Untersuchungen über den Farbensinn junger Alligatoren. Mit 8 Textabbildungen 37

NACHTIGALL, W., Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. Zugleich ein Beitrag zur Anwendung von Kurzzeitphotographie und Hochfrequenzkinematographie auf biologische Probleme. Mit 46 Textabbildungen 48

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 1—28 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE STOFFWECHSELREDUKTION

EIN INTRA- UND INTERSPEZIFISCHER VERGLEICH AN 17 MOLLUSKENARTEN

Von

HELMUT WESEMEIER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. November 1959)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Fragestellung 1
II. Material und Methode 3
1. Versuchstiere und deren Haltung 3
2. Apparaturen 5
3. Schüttelfrequenz und -Amplitude 7
4. Durchführung der Messungen 7
5. Mathematische Voraussetzungen 8
III. Meßergebnisse 9
1. Einfluß von Ruhe und Bewegung auf die Lage der Regressionsgeraden 9
2. Ruhestoffwechsel in Abhängigkeit vom Körpergewicht 11
a) Gehäuselose Landpulmonaten S. 11. — b) Gehäusetragende Landpulmonaten S. 12. — c) Süßwasserpulmonaten S. 14. — d) Süßwasserprosobranchier S. 15. — e) Süßwasserbivalvia S. 16. — f) Vergleich der Meßergebnisse unter Berücksichtigung von Weichkörper-, Trocken- und Schalengewicht S. 20
IV. Diskussion 22
1. Die verschiedenen Regressionskonstanten 22
2. Die Niveau-Unterschiede im Sauerstoffverbrauch 23
3. Die biologische Bedeutung der verschiedenen Stoffwechselreduktionen 24
Zusammenfassung 27
Literatur 27

I. Fragestellung

Der Sauerstoffverbrauch eines Tieres gilt als der experimentell am besten zugängliche Maßstab der Stoffwechselintensität. Er ist an vielen Tieren gemessen worden, vor allem an Warmblütern. An ihnen stellte man erstmalig fest, daß der Sauerstoffverbrauch einer Art bei zunehmender Körpergröße nicht proportional dem Gewicht (G) der Tiere, sondern langsamer ansteigt, nämlich proportional $G^{2/3}$ bzw. $V^{2/3}$ (V = Tiervolumen) und damit proportional einer Fläche (SARRUS u. RAMEAUX 1839, REGNAULT u. REISET 1849, RICHET 1889). RUBNER (1883) verallgemeinerte seine Befunde an Hunden und nahm an, daß der Sauerstoffverbrauch bei allen homoiothermen Tieren von der Oberfläche abhängt.

VOIT (1901) hat entsprechende Befunde an einer großen Anzahl von Tieren erhoben.

Das Rubnersche Oberflächengesetz stellt eine kausale Beziehung her zwischen der Körperoberfläche der warmblütigen Tiere und der Intensität ihres Stoffwechsels. Unter der Voraussetzung, daß die *Wärmeabgabe* an der Oberfläche erfolgt, wird angenommen, daß der Stoffumsatz des ruhenden Tieres proportional seiner Oberfläche einreguliert wird.

Der durch das Rubnersche Oberflächengesetz ausgedrückte Zusammenhang zwischen Oberfläche und Stoffwechsel als Wärmeerzeugung wird zweifelhaft durch den Befund, daß auch bei wechselwarmen Wirbeltieren die relative Abnahme der Stoffwechselintensität (Stoffwechselreduktion) mit steigender Körpergröße proportional $G^{2/3}$ erfolgt (vgl. hierzu LEHMANN 1956). Damit ergibt sich die Notwendigkeit, eine von der Wärmeabgabe unabhängige Erklärung für die Stoffwechselreduktion zu suchen.

LUDWIG und seine Schüler finden an Insekten und Mollusken eine charakteristische Beziehung zwischen der Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs vom Gewicht und dem Bau der Atmungsorgane (LUDWIG 1956). Danach zeigen Tracheen- und Lungenatmer einfache Proportionalität zum Gewicht (Insekten: KITTEL 1941, KRÜGER 1958; Landpulmonaten: LIEBSCH 1929, v. BERTALANFFY und MÜLLER 1943, KIENLE und LUDWIG 1956, KIENLE 1957). Dagegen besteht bei Kiemenatmern eine „Oberflächenabhängigkeit" (Muscheln: WEINLAND 1919, LUDWIG und KRYWIENCZYK 1950; Prosobranchier: KRYWIENCZYK 1952a). Eine dritte Gruppe von Mollusken nimmt eine Zwischenstellung ein, die nach LUDWIG (1956) und KIENLE (1957) dadurch bedingt ist, daß diese Tiere gleichzeitig Lungen- und Hautatmung besitzen. Hierzu gehören die Süßwasserlungenschnecken (v. BERTALANFFY und MÜLLER 1943, FÜSSER und KRÜGER 1951, KRYWIENCZYK 1952b).

Ein intra- und interspezifischer Vergleich der Herzschlagfrequenzen von Mollusken (SCHWARTZKOPFF 1956) ergibt eine einheitliche Herzschlagreduktion aller untersuchten Arten. Dieses Resultat stimmt nicht überein mit der Annahme grundsätzlich verschiedener Abhängigkeiten im Sauerstoffverbrauch.

LEHMANN (1956) stellt fest, daß sich die Stoffwechselintensität der Wirbeltiere nicht proportional $G^{2/3}$, sondern $G^{3/4}$ ändert. Dies stimmt auch überein mit den Befunden von KLEIBER (1941) an Gewebsschnitten vergleichbarer Organe, die einen Sauerstoffverbrauch proportional $G^{0,79}$ zeigen. Aus den Untersuchungen an intakten Tieren wie an Organschnitten schließt LEHMANN (1956, S. 18), „daß die Stoffwechselreduktion nicht kausal auf irgendeine zahlenmäßig mit ihr übereinstimmende anatomische oder funktionelle Größe zu beziehen ist", sondern „auf

Eigenschaften zurückgeführt werden muß, die in der Zelle selbst liegen und als erblich zu betrachten sind".

Es ist die Aufgabe dieser Untersuchung, die von verschiedenen Autoren mit wechselnden Methoden über den Sauerstoffverbrauch der Mollusken-Arten erhaltenen Befunde an einem ähnlichen Gesamtmaterial mit einer einheitlichen Methode nachzuprüfen. Hierdurch sollen mögliche methodische Unterschiede, die apparativ, durch verschiedene Vorbehandlung der Versuchstiere oder unterschiedliche Untersuchungstemperatur bedingt sind, ausgeschlossen werden.

Da nach LEHMANN (1956) wahrscheinlich kein einfach übersehbarer Funktionszusammenhang zwischen Körpergewicht und Stoffwechselintensität besteht, soll unabhängig von der Diskussion um das „Oberflächengesetz" die beste Beschreibungsform für die Stoffwechselreduktion der Mollusken-Arten gesucht werden.

Ausgehend von einer solchen Beschreibung ist dann zu prüfen, ob eine Erklärung für den Grund der Stoffwechselreduktion der Mollusken gegeben werden kann und welche Bedeutung sie für andere physiologische Leistungen haben könnte.

Es ist mir ein aufrichtiges Bedürfnis, dem verstorbenen Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Göttingen, Herrn Professor Dr. K. HENKE und seinem Nachfolger, Herrn Professor Dr. G. BIRUKOW für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die vielfältige damit verbundene Förderung zu danken. Herrn Privatdozent Dr. J. SCHWARTZKOPFF danke ich für die Themenstellung, die Beratung während der Untersuchungen und die kritische Durchsicht der Arbeit.

II. Material und Methoden

1. Versuchstiere und deren Haltung

Dem Plan der Arbeit entsprechend, war eine große Anzahl von Arten aus verschiedenen systematischen Gruppen unter einheitlichen Bedingungen zu untersuchen. Herangezogen wurden 17 Mollusken-Arten *(Gastropoda, Bivalvia)*: 7 Landpulmonaten, davon 4 Arten mit und 3 Arten ohne Gehäuse, 5 Arten der Süßwasserpulmonaten, 1 Süßwasserprosobranchier und 4 Vertreter der Süßwasserbivalvier. Fundort und -zeit der Tiere sind aus Tabelle 1 zu ersehen.

Um die Tiere einheitlich an die Untersuchungstemperatur anzupassen, wurden sie sogleich nach dem Sammeln in temperaturkontrollierte Behälter (20° C) gebracht und dort mindestens 14 Tage gehalten. BLAŽKA (1955) hat die Dauer bis zur Adaptation an eine bestimmte Temperatur für den Gesamtmetabolismus von *Helix pomatia* zu mindestens 14 Tagen bestimmt. — Die Süßwassergastropoden verblieben vor der Untersuchung sogar mehrere Monate in Aquarien, die konstant auf 20° C

gehalten wurden. In diesen vermehrten sich die Tiere das ganze Jahr hindurch. Danach kann angenommen werden, daß die jahreszeitlichen

Tabelle 1. *Tiermaterial*

Art	Herkunft	Datum		
		gesammelt	Messung	
			erste	letzte
Land-Pulmonaten:				
Arion ater L.	Hainberg b. Göttingen	12. 5. 58	18. 5. 58	21. 6. 58
Arion hortensis FER.	Garten des Zool. Inst.	2. 8. 58	19. 8. 58	19. 8. 58
Deroceras laeve MÜLL.	in Laub und Kompost, z.T. als Eier	2. 8. 58	11. 8. 58	19. 8. 58
Helix pomatia L.	Hainberg, Nikolausberg bei Göttingen	11. 5. 57 18. 5. 57	27. 5. 57	31. 10. 57
	Eier, Garten des Zool. Inst.	13. 7. 57	6. 9. 57	13. 9. 57
Cepaea nemoralis L.	Straßengebüsch, Hedemünden a. d. Werra	14. 7. 57	13. 9. 57	23. 10. 57
Succinea putris L.	Kleiner Hagen am Leinekanal bei Göttingen	25. 9. 57 23. 10. 57	10. 10. 57	4. 11. 57
Clausilia spec.	Pappelstumpf, Flachmoor bei Göttingen	26. 9. 57	10. 10. 57	7. 11. 57
Wasser-Pulmonaten:				
Limnaea stagnalis L.	Aus Aquarien des Zool. Inst.	März 1957	11. 11. 57	17. 8. 58
Limnaea ovata DRAP.	eingeschleppt	Dez. 1957	26. 3. 58	2. 4. 58
Physa acuta DRAP.	Aus Aquarien des Zool. Inst.	März 1957	28. 11. 57	19. 3. 58
Planorbis corneus L.	Kehrteich b. Göttingen[1]	Sept. 1957	21. 1. 58	19. 4. 58
Australorbis tenagophilus D'ORBIGNY	Aus Aquarien des Zool. Inst.	März 1957	14. 7. 58	14. 7. 58
Prosobranchier:				
Melanoides tuberculata MÜLL.	Aus Aquarien des Zool. Inst.	März 1957	18. 3. 58	31. 3. 58
Muscheln:				
Dreissensia polymorpha PALL.	Seeburger See bei Göttingen[2]	21. 5. 58	31. 5. 58	14. 6. 58
Musculium lacustre MÜLL.	Kehrteich bei Göttingen[1]	7. 7. 58	12. 8. 58	12. 8. 58
Unio pictorum L.	Seeburger See bei Göttingen[2]	23. 5. 58 13. 7. 58	29. 5. 58	13. 8. 58
Anodonta cygnea L.	Seeburger See und Kiessee bei Göttingen	23. 5. 58 7. 7. 58 13. 7. 58 18. 7. 58 1. 8. 58	6. 6. 58	20. 8. 58

[1] Die Kehrteiche liegen nahe bei Göttingen im Waldschatten. Sie sind eutrophe Tümpel, reich an Wasserpflanzen.

[2] Der in einer Flachmulde zwischen Göttingen und dem Harz liegende eutrophe Seeburger See ist 1 km² groß mit breitem Schilfgürtel, von Wiesen und Ackerland umgeben.

Einflüsse und die Auswirkungen einer möglicherweise vorhandenen jahresperiodischen Eigenrhythmik auf den Stoffwechsel zur Zeit der Untersuchung zu vernachlässigen sind.

v. BERTALANFFY und MÜLLER (1943) haben an *Tenebrio molitor* gezeigt, daß hungernde Tiere eine andere Stoffwechselreduktion aufweisen als normal ernährte. Daher war für möglichst einheitlichen Ernährungszustand zu sorgen. Den Landpulmonaten diente als Futter Salat, den Süßwassergastropoden Algen und Detritus in den reichlich mit Fischen und Pflanzen besetzten Aquarien. Für die Muscheln ließ sich kein geeignetes Futter finden. Da sie in den mit anderen Tieren besetzten Aquarien bald eingingen, kamen sie in gesonderte 4-Liter-Becken in Leitungswasser, das mindestens alle 2 Tage durch vortemperiertes Wasser ersetzt wurde.

Die Landpulmonaten hielt ich bei möglichst hoher Luftfeuchtigkeit in 4-Liter-Glasgefäßen, die feuchtes Fließpapier oder, im Falle der Nacktschnecken, feuchte Erde enthielten und mit einer Glasscheibe abgedeckt waren.

Die Gefäße mit den Muscheln und den Landschnecken standen in einer fensterlosen Temperaturkammer von 20° C. Tagsüber wurden für 10 Std (8—18 Uhr Leuchtstoffröhren eingeschaltet. Die mit den Wasserschnecken besetzten Aquarien (Temperaturregelung auf 20° C) standen in einem Raum mit Nordfenstern in einer fensterabgewandten Ecke. Sie wurden durch Leuchtstoffröhren wie in der Temperaturkammer zusätzlich beleuchtet.

2. Apparaturen

Zur Messung des Sauerstoffverbrauchs benutzte ich 2 Warburg-Apparaturen.

Kleine Tiere bis zu 1 cm größter Linearausdehnung konnten in der Warburg-Apparatur Modell V von Braun (Melsungen) untersucht werden, die mir das Pflanzenphysiologische Institut in Göttingen zur Verfügung stellte[1]. Dieses Warburg-Modell hat SCHLIEPER (1955, S. 74) beschrieben. Für meine Zwecke erweiterte ich es durch zusätzliche Einrichtungen nach dem Barcroft-Verzar-Prinzip (SCHLIEPER 1955, S. 68).

Dazu wird an jedes einzelne der 14 Manometer ein zusätzliches Rohr (Meßpipette) angesetzt, das durch den Drei-Weg-Hahn mit dem Reaktionsgefäß und dadurch mit dem einen Schenkel des Manometers in Verbindung steht (Abb. 1). An der senkrecht gestellten Meßpipette (1 cm^3 austauschbar gegen 0,1 cm^3 für kleinere Verbrauchsvolumina) befindet sich unten ein Stück Schlauch, dessen Ende mit einer Klemme verschlossen wird. Auf dem Schlauch ist eine zweite großflächige Schraub-Schlauchklemme angebracht, durch die mindestens 1 cm^3 einer Sperrflüssigkeit (hier Aqua dest.) aus dem Schlauch in die Meßpipette hineingedrückt werden kann. Das Lumen der Meßpipette wird vor jedem Versuch mit Sauerstoff aus einer Bombe gefüllt und die Sperrflüssigkeit bis zur Null-Marke unten eingestellt. Im Verlauf des Versuchs verbraucht das Tier im Reaktionsgefäß Sauerstoff, während das ausgeatmete Kohlendioxyd durch mit 20%iger Kalilauge getränktes Filtrierpapier absorbiert wird. Ein poröser Plastikbehälter um das Filtrierpapier

[1] Herrn Professor Dr. HARDER, Herrn Dozent Dr. METZNER und Herrn Dr. SCHWEMMLE vom Pflanzenphysiologischen Institut danke ich für die Überlassung der Apparatur und das Anleiten zu ihrer Handhabung.

bewahrt die Tiere vor Berührung mit der Lauge. Der entstehende Unterdruck läßt die Flüssigkeit im rechten Manometerschenkel steigen. Zu den Zeiten der Ablesung wird die Sauerstoff enthaltende Meßpipette durch den Drei-Weg-Hahn mit dem Reaktionsgefäß verbunden und soviel Sauerstoff durch die Klemme (SK) hinübergedrückt, daß der Manometerausschlag ausgeglichen ist. Die Höhe der Sperrflüssigkeit in der Pipette über der Null-Marke gibt das verbrauchte Sauerstoffvolumen direkt in cm^3 an, denn während eines Versuches sind Gasvolumen, Gasdruck und Temperatur jeweils nach dem Ausgleich im ganzen System konstant.

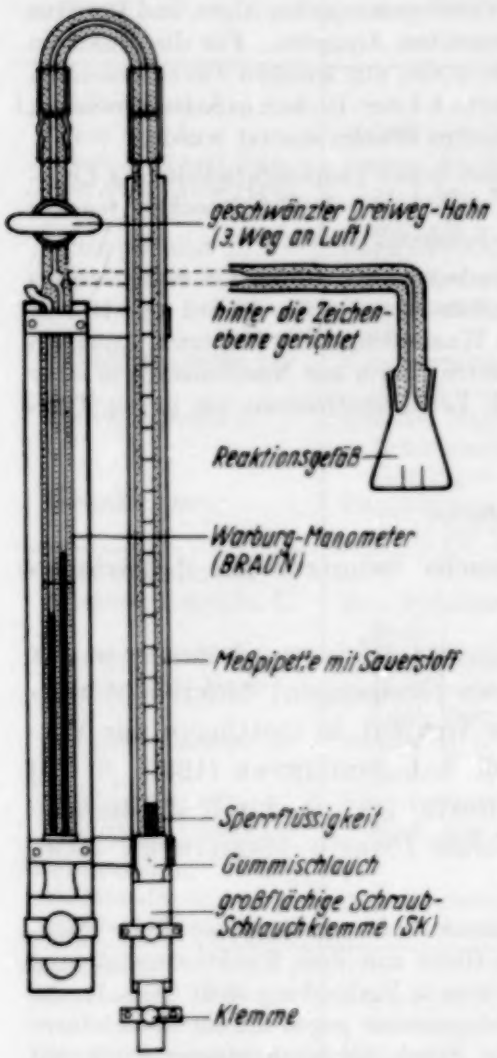


Abb. 1. Modifizierte Warburg-Apparatur. Reaktionsgefäß in Wasserbad versenkt

Für größere Tiere baute ich eine Apparatur mit einem Satz verschieden großer Reaktions- und Gegengefäße, kombiniert nach der Darstellung von SCHLIEPER (1955, S. 68) und dem Mikrorespirometer von SCHOLANDER und EDWARDS (1942). Im übrigen arbeitet die Apparatur nach demselben Prinzip wie in Abb. 1 erläutert.

Die selbstgebaute Apparatur ist vollständig in ein Temperaturbad getaucht, derart, daß die Skala der Meßpipette (2, 5, 10, 20 cm^3 austauschbar) durch ein Glasfenster abgelesen werden kann.

Die Vorteile der so eingerichteten Geräte liegen darin, daß 1. die Sauerstoffverbrauchswerte direkt ermittelt werden können, daß 2. beliebig lange gemessen werden kann, ohne daß die Gefahr einer Erniedrigung der Sauerstoffspannung besteht, und daß 3. die Volumina der in das Reaktionsgefäß gegebenen Tiere und Substanzen sowie der Reaktionsgefäße selbst nicht genau bekannt zu sein brauchen.

Für den Vergleich verschiedener Mollusken-Gruppen ist besonders wichtig, daß dieselben Einrichtungen für Land- wie für Wassertiere benutzt werden können. Im Falle der Messung von Wassertieren wird das Wasser in den Reaktionsgefäßen durch Schütteln (Apparatur von BRAUN) bzw. durch einen unter das Reaktionsgefäß gestellten regelbaren Magnetrührer (selbstgebaute Apparatur) bewegt.

3. Schüttelfrequenz und -amplitude

Vorversuche an *Limnaea stagnalis* zeigten einen ungleichmäßigen Einfluß von Schüttelfrequenz und Schüttelamplitude (Apparatur von Braun) auf den Sauerstoffverbrauch der Tiere.

Bei hohen Schüttelfrequenzen erhielt ich niedrige Sauerstoffverbrauchswerte. Ganz allgemein berichtet Precht (1939) nach Versuchen mit *Limnaea palustris*, daß das Schütteln der Atmungströge die Lungenatmung stört, weil die Tiere bei mechanischer Reizung leicht einen Teil der Luft aus der Lunge ausstoßen. Zu niedrige Frequenzen und Amplituden andererseits garantieren nicht den vollständigen Gasaustausch zwischen Wasser und Luft. Auch dadurch wird zu geringer Sauerstoffverbrauch vorgetäuscht. Deshalb wurde durch Probieren eine Abstimmung gefunden, bei der die Sauerstoffverbrauchswerte maximal waren. Auf Grund dieser Untersuchung wurde bei den Messungen der Wassertiere mit einer Frequenz von 40 Schw./min und einer Amplitude von 4 cm gearbeitet. Die Einstellgenauigkeit des Schüttelmotors lag bei $\pm 10\%$.

4. Durchführung der Messungen

Alle Messungen liefen zur gleichen Tageszeit (10—16 Uhr), um den Einfluß von tagesperiodischen Schwankungen auf den Sauerstoffverbrauch konstant zu halten.

Eine weitere Voraussetzung, um vergleichbare Meßdaten zu bekommen, ist der gleiche Ernährungszustand aller Versuchstiere. Diese wurden nüchtern nach einer mehrstündigen Fastenzeit untersucht.

Die Fastenzeit mußte der verschiedenen Stoffwechselintensität großer und kleiner Tiere möglichst angepaßt werden. Dies geschah, indem ich eine Stoffwechselintensität proportional $G^{0,75}$ für alle Arten annahm. Dieser Wert konnte aus Daten der bisher vorliegenden Literatur als durchschnittlich eingesetzt werden; er ließ sich durch die eigenen Messungen als befriedigende Annäherung bestätigen. Danach sollte z. B. eine 20 g schwere *Helix* 26 Std (ab 8 Uhr vortags), ein Tier von 0,5 g 14 Std (ab 20 Uhr vortags) hungern. Diese Termine konnten mit einer Genauigkeit von ± 1 Std eingehalten werden, bei extrem kleinen und großen Tieren nur mit noch größeren Abweichungen. Nicht erfaßt werden konnten die Unterschiede im Ernährungszustand vor der aufgezwungenen Fastenzeit.

Die Temperatur betrug bei allen Messungen $20{,}0 \pm 0{,}4^{\circ}$ C entsprechend der vorbereitenden Adaptation (vgl. S. 3).

Etwas eingebrachtes Wasser in den Reaktionsgefäßen hielt bei Messungen von Landtieren die Luftfeuchtigkeit konstant auf dem Sättigungswert.

Wo immer möglich, wurden die Tiere einzeln untersucht; bei Exemplaren leichter als 0,04 g war die Ablesegenauigkeit der Apparatur bei Einzelmessung unzureichend. In diesen Fällen wurden bis zu 6 Tiere gemeinsam gemessen.

Die Versuchstiere hatten Platz genug im Gefäß, um sich ungehindert zu bewegen. Ihre Aktivität registrierte ich während der 6stündigen Messung stündlich als „ruhend" oder „sich bewegend". Falls sich das Tier während der ganzen 6 Std keinmal oder nur während einer Stunde bewegt hatte, wurde die gesamte 6stündige Messung mit der Aktivitätsklasse 0 gekennzeichnet. Wenn die Schnecke während der 6 Std 2 oder 3 Std lang umhergekrochen war, kam die gesamte 6stündige Messung in die Aktivitätsklasse 1; entsprechend galt Bewegung während 4 oder 5 Std als Klasse 2 und ständiges Umherkriechen während der ganzen 6 Std als Klasse 3.

Nach einer Vorlaufzeit von 45 min zum Temperaturausgleich und Eingewöhnen der Tiere wurde der Sauerstoffverbrauch jede Stunde abgelesen. Die stündlichen Werte für ein Versuchstier variierten gelegentlich beträchtlich. Das konnte an der wechselnden Aktivität liegen, wie sich oft gut verfolgen ließ. In anderen Fällen wurde ein niedriger Wert durch einen entsprechend höheren in der nächsten Stunde kompensiert.

Der mittlere stündliche Sauerstoffverbrauch eines Tieres ergibt sich aus dem Gesamtverbrauch in den 6 Meßstunden geteilt durch 6. Dieser Wert wurde umgerechnet für 760 mm Hg Druck. Die Höhe des jeweils herrschenden Luftdruckes erfuhr ich von der Wetterwarte in Göttingen.

Nach jeder Messung wurde das Frischgewicht des Tieres bestimmt. Wassertiere wurden dazu vorher mit Zellstoff äußerlich abgetrocknet. In einem zuvor gewogenen Tiegel wurde das Versuchstier dann mit kochendem destillierten Wasser getötet und von der Schale befreit. Die Schale und der im Tiegel mit dem Wasser zurückgebliebene Weichkörper trockneten 2 Tage lang im Thermostaten von 100° C und wurden ebenfalls gewogen. Frischgewicht minus Schalengewicht ergibt das Weichkörpergewicht.

Das Ergebnis einer Messung ist der Sauerstoffverbrauch (20° C, 760 mm Hg) in cm^3 pro Stunde und Weichkörpergewicht eines Tieres, wobei noch die Aktivitätsklasse (0—3) vermerkt ist.

5. Mathematische Voraussetzungen

Die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs ($-O$) vom Gewicht (G) läßt sich mathematisch ausdrücken in der Formel (vgl. KITTEL 1941):

$$-O_2 = b \cdot G^a,$$

logarithmiert: $$\log(-O_2) = \log b + a \cdot \log G.$$

In doppelt logarithmischem Koordinatensystem, wobei das Gewicht auf der Abszisse und der Sauerstoffverbrauch auf der Ordinate aufgetragen wird, erhält man eine Gerade, bei der a der Tangens des

Steigungswinkels a ist (Regressionskonstante) und b die absolute Höhe bestimmt.

Die Berechnung dieser Regressionsgeraden aus den einzelnen Meßdaten erfolgte nach der van Uvenschen Formel, zitiert von KITTEL (1941) mit einem Hinweis zur praktischen Durchführung der Rechnung. In dem Kapitel „Lineare Regression" gibt MATHER (1946) eine einfache Ableitung dieser Formel.

Für besondere Hilfe bei der statistischen Prüfung der Regressionsgeraden der einzelnen Arten untereinander auf Gleichheit, Verschiedenheit, Parallelverschiebung usw. nach der Kovarianzanalyse habe ich Herrn Dr. KLINGER, Institut für mathematische Statistik an der Universität Göttingen, zu danken.

III. Meßergebnisse

1. Einfluß von Ruhe und Bewegung auf die Lage der Regressionsgeraden

An *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis* konnte für alle Aktivitätsklassen der Sauerstoffverbrauch an einer größeren Anzahl von Tieren festgestellt werden (Abb. 2a und b).

Die Stoffwechselintensität der Klasse 0 stellt den Grundumsatz dar und die Steigerungen in der Klasse 1, 2 und 3 entsprechen dem Leistungszuwachs. Nur in der Klasse 3, wo die Tiere ständig umhergekrochen sind, können wir von einem Arbeitsstoffwechsel sprechen.

Aus der Abb. 2a und b wird ersichtlich, daß sich sowohl das Niveau des Sauerstoffverbrauchs wie die Regressionskonstante a bei Übergang von Ruheumsatz zu Arbeitsumsatz zu höheren Werten ändern. Für *Limnaea* sind durch die größere Streuung die Werte für a statistisch nicht sicher zu trennen.

Die Anhebung des Niveaus bei Arbeitsleistung ist nicht überraschend. Das Steilerwerden der Regressionsgeraden unter diesen Bedingungen läßt sich nicht ohne weiteres erklären.

Aus den Veränderungen der Regressionsgeraden zwischen Grundumsatz und Arbeitsumsatz ergeben sich beträchtliche Fehlerquellen, wenn hinsichtlich der Bewegung der Tiere ungleichartiges Material verglichen wird, wie dies zweifellos in zahlreichen Untersuchungen an Mollusken geschehen ist.

Der Versuch von v. BUDDENBROCK (1934), theoretisch die Abhängigkeit des Arbeitsumsatzes von der Tiergröße herzuleiten, wonach der Energieverbrauch proportional zur 5. Potenz der Körperlänge verliefe (Gewicht $\times$ Beschleunigung), wird von LEHMANN (1952) durch den Hinweis entkräftet, daß die nach der v. Buddenbrockschen Formel verlangten Leistungen von den Tieren nicht realisierbar sind. LEHMANN selbst nimmt an, daß der Arbeitsumsatz proportional der täglichen Laufleistung der Tiere sei. Diese ihrerseits hängt vom Nahrungsbedarf

ab und wird damit z. T. vom Grundumsatz bestimmt. LEHMANN hält den Ruheumsatz von Wirbeltieren als proportional zu $G^{0,75}$ für

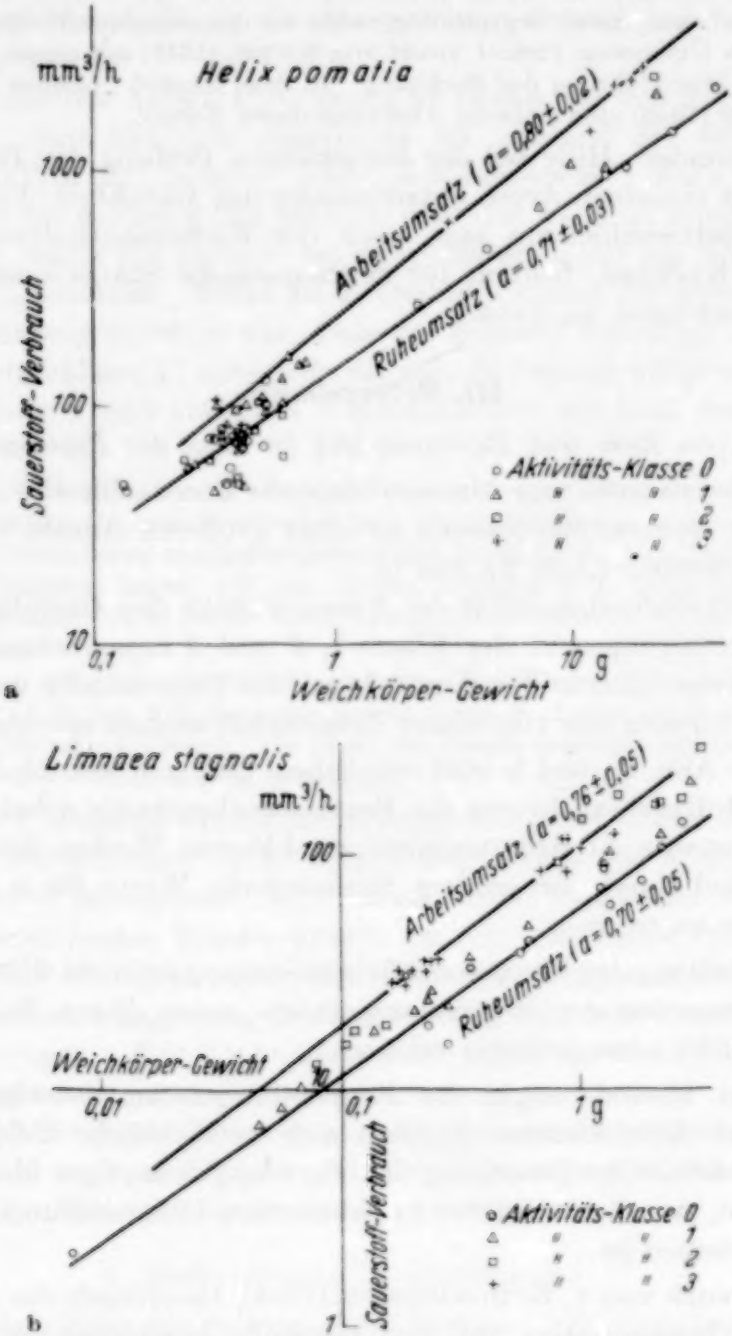


Abb. 2. Einfluß des Aktivitätszustandes (S. 8) auf die Lage der Regressionsgerade bei *Helix pomatia* (a) und *Limnaea stagnalis* (b)

einen guten Annäherungswert und leitet hiervon einen Arbeitsumsatz proportional $G^{0,85}$ bis $G^{0,92}$ ab.

Unsere Befunde stellen auf dem Gebiet der Mollusken eine gute Bestätigung der Lehmannschen Überlegungen dar. Im gleichen Sinne

dürften auch die Ergebnisse von JOB (1955) an dem Fisch *Salvelinus fontinalis* gedeutet werden.

2. Ruhestoffwechsel in Abhängigkeit vom Körpergewicht

a) Gehäuselose Landpulmonaten. Fast alle Nacktschnecken hielten sich nach der Vorlaufzeit von 45 min ruhig mit eingezogenen Tentakeln und etwas zusammengezogenem Körper an der Glaswandung des Reak-

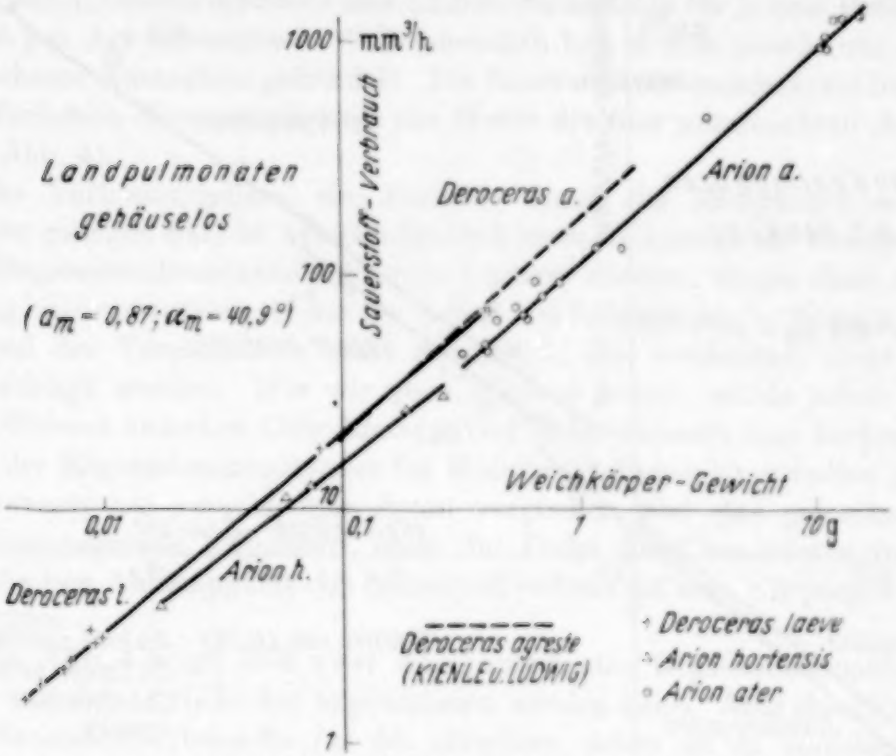


Abb. 3. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs verschiedener Nacktschnecken. Werte für a: *Deroceras laeve* 0,84, *Arion hortensis* 0,77, *Arion ater* 0,90

tionsgefäßes auf. Eine Ausnahme machten 5 umherkriechende Exemplare von insgesamt 24 untersuchten *Arion ater*, deren Meßwerte nicht berücksichtigt wurden.

In der Abb. 3 sind die an den 3 Arten gewonnenen Meßpunkte, die aus ihnen berechneten Regressionsgeraden (s. S. 8) und die Regressionsgerade für *Deroceras agreste* (– – –) nach KIENLE und LUDWIG (1956) enthalten. Die Streuung der Meßpunkte ist bei dieser Molluskengruppe besonders gering.

Die Anstiegswinkel aller Regressionsgeraden sind sehr ähnlich (Tabelle 2, S. 19), auch die von KIENLE und LUDWIG ermittelte mit einem Anstiegswinkel von 42,9° ($a = 0{,}93$; starke Streuung der Meßwerte) paßt sich ein. Der Temperaturunterschied gegenüber den Messungen dieser Forscher (23°) spielt offenbar keine Rolle. Möglicherweise haben die Autoren auch sich bewegende Tiere mit einbezogen.

Die Meßwerte der beiden *Arion*-Arten einerseits und der beiden *Deroceras*-Arten andererseits liegen derart, daß jedes Artenpaar für sich eine gemeinsame Regressionsgerade bilden könnte. Eine statistische Unterscheidung innerhalb der Gattungen ist nicht möglich. Die Regressionsgerade der hier untersuchten *Deroceras*-Art liegt dagegen auf einem höheren Niveau signifikant parallel verschoben zu einer gemeinsamen Geraden der Gattung *Arion* (mit $\alpha = 41{,}0^0$; $a = 0{,}87$).

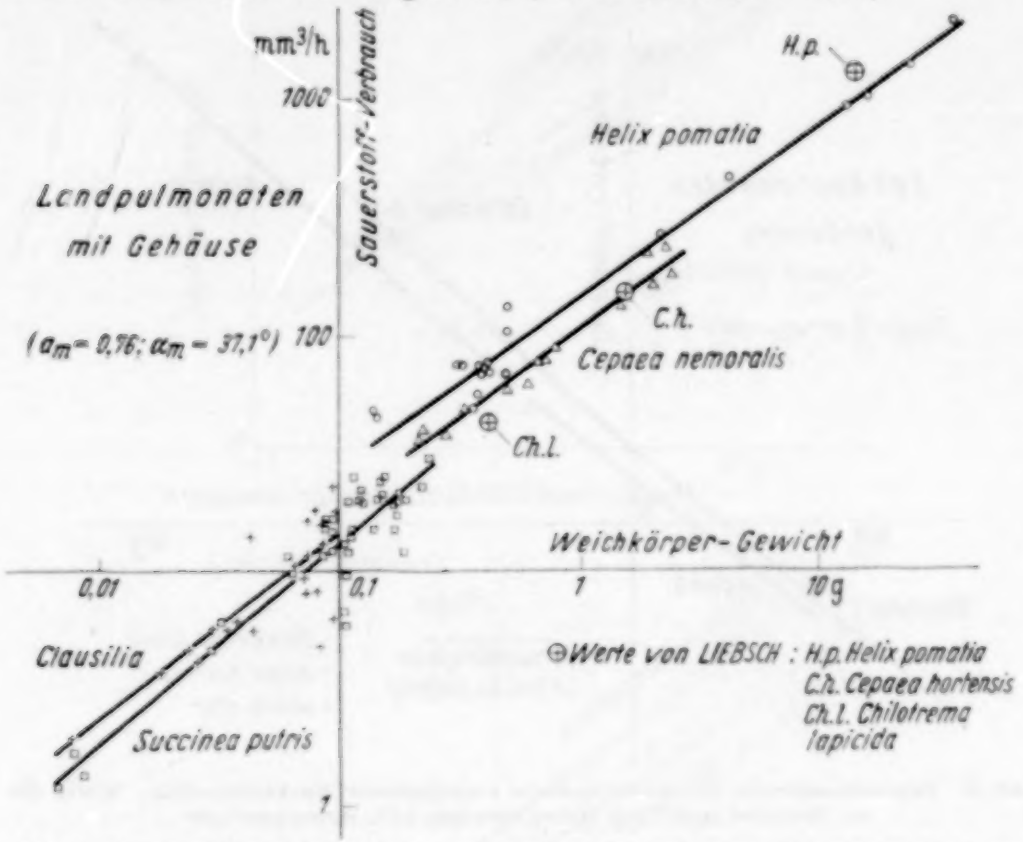


Abb. 4. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs verschiedener gehäusetragender Landpulmonaten. Werte für a: *Helix* 0,71, *Cepaea* 0,73, *Clausilia* 0,79, *Succinea* 0,85

b) Landpulmonaten mit Gehäuse. Die gehäusetragenden Landpulmonaten verhielten sich während der Messung lebhafter als die Nacktschnecken. Daher mußte ein erheblicher Anteil der Meßergebnisse von der Auswertung für den Ruhestoffwechsel ausgeschlossen werden (Tabelle 2, S. 19).

Die in Abb. 4 aufgetragenen Meßpunkte zeigen für ruhende Tiere bei den ausgewachsenen Exemplaren von *Clausilia*, *Succinea* und den Jungtieren von *Helix* eine beträchtliche Streuung. Die Parallelverschiebung der Regressionsgeraden auch in dieser Tiergruppe ist auffallend. Es scheint, daß die Arten mit größerem Gewicht der ausgewachsenen Tiere ein höheres Niveau im Sauerstoffverbrauch aufweisen. Die Anstiegswinkel der einzelnen Regressionsgeraden sind unter sich nicht allzu

verschieden, doch im Durchschnitt kleiner als bei den Nacktschnecken (Tabelle 2).

Nach der Kovarianzanalyse ist es nicht möglich, eine gemeinsame Regressionsgerade für die 4 Arten aufzustellen. Dagegen ist der Test auf Parallelverschiebung signifikant positiv.

Liebsch (1929) hat den Sauerstoffverbrauch bei den Heliciden *H. pomatia*, *Cepaea hortensis* und *Chilotrema lapicida* für je eine Größenklasse pro Art untersucht. Wahrscheinlich hat es sich jeweils um ausgewachsene Exemplare gehandelt. Die Sauerstoffverbrauchswerte liegen auf ähnlichen Niveaustufen wie die Werte der hier untersuchten Arten (vgl. Abb. 4).

Die Verbindungslinie, die Liebsch durch die Meßpunkte seiner 3 Arten gezogen hat, ist verschiedentlich in der Literatur als Beweis für eine Regressionskonstante der Größe 1 zitiert worden. Gegen diese Auslegung ist einzuwenden: 1. Aus der Arbeit von Liebsch ist der Bewegungszustand der Versuchstiere nicht ersichtlich, also vermutlich nicht berücksichtigt worden. Wie wir oben gesehen haben, würde schon aus der Differenz zwischen Grundumsatz und Arbeitsumsatz eine Verkleinerung der Regressionskonstanten für Ruhebedingungen zu erwarten sein. 2. Liebsch hat verschiedene Arten verglichen und eine gemeinsame Regressionsgerade aufgestellt, ohne die Frage einer besonderen intraspezifischen Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs zum Körpergewicht zu prüfen.

Die Abb. 4 zeigt, daß zwar eine gemeinsame Regressionskonstante für verschiedene Heliciden angenommen werden kann. Aber das Niveau des Sauerstoffverbrauchs für die einzelnen Arten ist so verschieden, daß die Darstellungsweise von Liebsch notwendig zu falschen Schlüssen führt.

Auch andere Untersuchungen, die die gleiche Molluskengruppe betreffen, lassen sich nicht ganz ohne Kritik übernehmen. v. Bertalanffy und Müller (1943) haben bei *Cepaea vindobonensis* eine CO_2-Produktion proportional dem Gesamtgewicht gefunden (20° C). Auch diese Verfasser machen keine Angabe über den Bewegungszustand ihrer Tiere. Ferner ist im Gesamtgewicht auch das Schalengewicht enthalten, das, wie zumindest an *Helix* (S. 19, Tabelle 2), bei großen Tieren relativ stärker zunimmt. Bezogen auf die am Stoffwechsel teilnehmende Körpersubstanz müßte der Wert für a noch größer angegeben werden.

Kienle und Ludwig (1956) geben von *Helicella candicans* und *Zebrina detrita* für a 1,05 bzw. 0,81 an (Sauerstoffverbrauch bei 23° C, bezogen auf das Gesamtgewicht).

In einer neueren Untersuchung an *Zebrina detrita* durch Kienle (1957) wird gezeigt, daß das Weichkörpergewicht ohne die Schale eine bessere Bezugsgröße darstellt. Nunmehr wird $a = 0{,}74$ gefunden, was ausgezeichnet mit meinen Werten übereinstimmt (Tabelle 2). Trotzdem hält diese Verfasserin eine „Augenschein-Ausgleichsgerade" durch die

Höchstwerte jeder Größenklasse mit $\alpha = 45^0$ ($a = 1$) für richtiger. Es hat den Anschein, als ob die einfache Proportionalität des Sauerstoffverbrauchs zum Gewicht nach den Ergebnissen von LIEBSCH hier suggestiv gewirkt hätte.

c) Süßwasserpulmonaten. Unter den Süßwasserpulmonaten verhielten sich *Limnaea stagnalis* und *Planorbis corneus* so lebhaft, daß von den 44 bzw. 66 durchgeführten Sauerstoffverbrauchs-Bestimmungen nur 4 bzw. 2 direkt verwendet werden konnten. Zur Ergänzung wurden

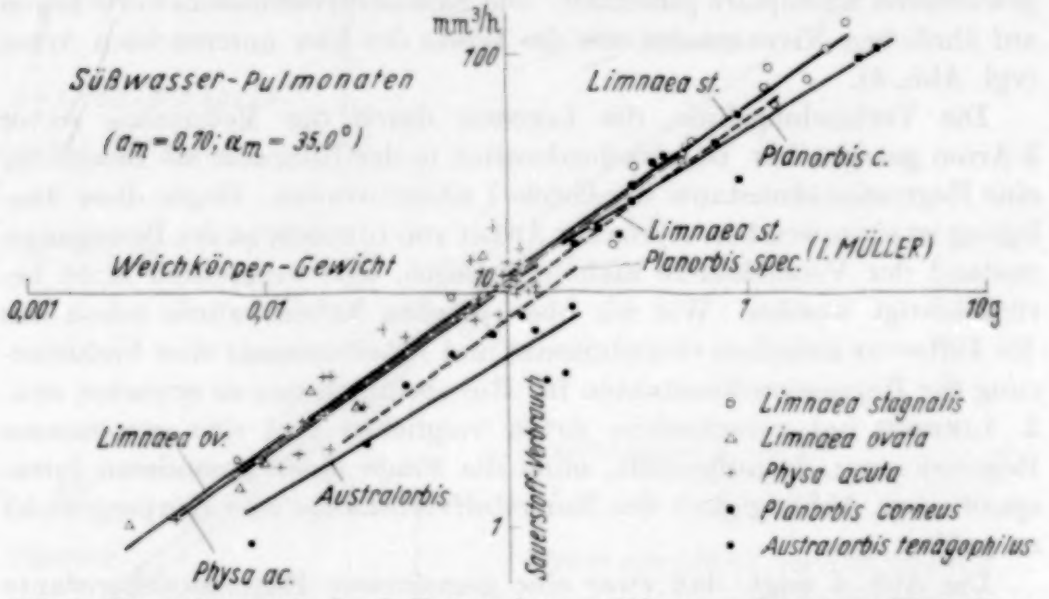


Abb. 5. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs von Süßwasserpulmonaten. Werte für a: *Limnaea ovata* 0,71, *Limnaea stagnalis* 0,70, *Physa* 0,69, *Planorbis* 0,63, *Australorbis* 0,60

hier aus den Meßreihen höherer Aktivitätsklassen solche Teilabschnitte entnommen, in denen sich die Tiere während 2—4 aufeinanderfolgenden Stunden ruhig verhalten hatten (+9 bzw. +10, Tabelle 2). Auch von *Limnaea ovata* und *Physa acuta* mußte ein Teil der Werte ausscheiden.

Die Abb. 5 zeigt, daß *Limnaea stagnalis*, *Limnaea ovata* und *Physa acuta* sich hinsichtlich ihres Sauerstoffverbrauchs einheitlich verhalten. Bei statistischer Behandlung läßt sich weder für das Niveau des Sauerstoffverbrauchs noch für die Richtung der Regressionsgeraden (Tabelle 2) ein Unterschied sichern. Eine gemeinsame Berechnung von a ergibt 0,71 ($\alpha = 35{,}5^0$).

Die beiden Planorbiden weichen von den vorigen 3 Arten ab, einmal durch den Anstiegswinkel der Regressionsgeraden, zum anderen durch die absolute Höhe des Sauerstoffverbrauchs. Eine genauere Betrachtung der einzelnen Meßpunkte und auch die Berücksichtigung der nicht angegebenen Meßwerte bei höheren Aktivitätsstufen unterstützen aber die Vermutung, daß der Sauerstoffverbrauch bei großen Tieren eine abnorme Entwicklung zeigt. Es scheint, daß hier eine altersbedingte, zu-

sätzliche Verminderung des Stoffwechsels vorliegt, wie sie sich auch in der Herzschlagfrequenz geltend macht (SCHWARTZKOPFF 1956). Möglicherweise ließe sich eine Korrektur des Anstiegswinkels vornehmen. Mit etwa 35° ($a = 0{,}70$) würde er sich dann nicht wesentlich von dem der anderen Süßwasserpulmonaten unterscheiden. Zu einer endgültigen Entscheidung reicht das Zahlenmaterial nicht aus. In jedem Fall würde der Sauerstoffverbrauch der beiden Planorbiden auf verschiedenem Niveau verlaufen.

v. BERTALANFFY und MÜLLER (1943) haben an *Limnaea stagnalis* bei 20° für a — nahezu übereinstimmend mit unseren Werten — 0,75 gefunden und an *Planorbis spec.* 0,76 bei 23° C.

Die Verfasser haben ursprünglich den Sauerstoffverbrauch auf das Gesamtgewicht bezogen. Da sie aber auch das Schalengewicht angeben, konnten nach Umrechnung die von ihnen ermittelten Regressionsgeraden in die Abb. 5 eingezeichnet werden (— — —). Ihre Tiere waren vor den Messungen unter ähnlichen Bedingungen wir hier in Aquarien gehalten und mit Algen gefüttert worden.

Auch nach v. BERTALANFFY und MÜLLER liegt die Regressionsgerade von *Planorbis* auf einem niedrigeren Niveau als die von *Limnaea*. Die Anstiegswinkel sind nur wenig größer als bei den hier untersuchten Tieren. Vielleicht ist die Aktivität der Tiere nicht genügend berücksichtigt worden.

FÜSSER und KRÜGER (1951) haben an *Limnaea stagnalis* und *Planorbis corneus* (starke Streuung der Meßwerte, nur geringe Gewichtsspanne, Untersuchung bei 13—15° C) gefunden, daß die Anstiegswinkel der Regressionsgeraden zwischen 45 ($a = 1$) und 33,4° ($a = 0{,}67$) liegen müßten. Außerdem stellen diese Forscher aber fest, daß *Planorbis* nur etwa 60% der Sauerstoffverbrauchswerte von *Limnaea* erreicht. Dieser Niveau-Unterschied zwischen *Limnaea* und *Planorbis* vermindert sich, wenn man den Sauerstoffverbrauch nicht auf das Gesamtgewicht, sondern auf das Weichkörpergewicht bezieht, da die Schalen von *Planorbis* relativ schwerer sind als die von *Limnaea* (vgl. Tabelle 2).

Aus dem hier untersuchten Material würde sich ein Niveauverhältnis zwischen *Limnaea st.* und *Planorbis corneus* von 100:90 ergeben.

Zu ganz anderen Resultaten kommt KRYWIENCZYK (1952b). Diese Autorin bezieht den Sauerstoffverbrauch auf die dritte Potenz der Schalenlänge und erhält bei 23° C für *Limnaea auricularia*, *Planorbis carinatus*, *Planorbis corneus* und *Isidora proteus* Anstiegswinkel zwischen 39 und 45° ($a = 0{,}81$—$1{,}0$). Die Verfasserin macht keine Angaben über die Vorbehandlung der Tiere sowie über ihr Verhalten während der Messung. Damit ist die Möglichkeit von methodisch bedingten Abweichungen gegeben.

d) Süßwasserprosobranchier. Untersucht wurde die Aquarienschnecke *Melanoides tuberculata*. Alle Exemplare dieser Art krochen während der

gesamten Meßzeit gleichmäßig im Reaktionsgefäß umher. In Ermangelung von Grundumsatzmessungen kann hier nur der Arbeitsumsatz angegeben werden (Abb. 6). 31 Messungen mit 41 Tieren ergeben einen Anstiegswinkel der Regressionsgeraden von 32,9° ($a = 0{,}65 \pm 0{,}02$). Für den Ruhestoffwechsel (vgl. S. 9) muß ein etwas niedrigerer Winkel angenommen werden, 30° ($a = 0{,}58$) scheint angemessen.

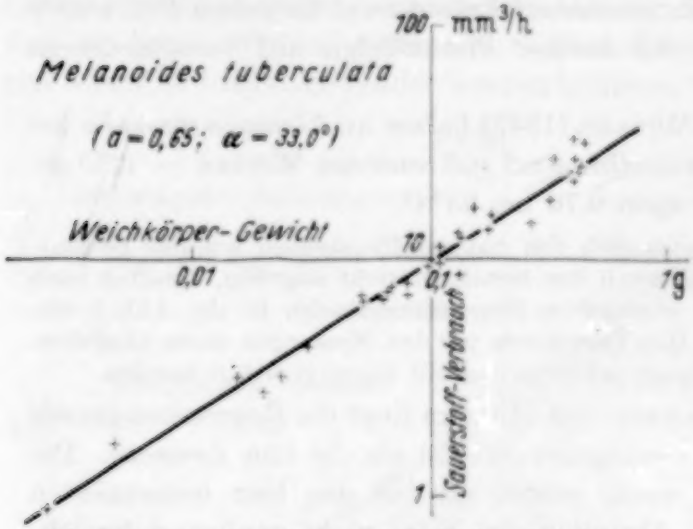


Abb. 6. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs des Süßwasserprosobranchiers *Melanoides tuberculata* (für den Arbeitsumsatz)

Das stimmt überein mit den Ergebnissen von KRYWIENCZYK (1952a) (Sauerstoffverbrauch bezogen auf die dritte Potenz der Schalenlänge). KRYWIENCZYK fand bei 23° C für *Lithoglyphus naticoides* 33,3°, *Viviparus viviparus* 30,6° und *Viviparus fasciatus* 31,7°. Das Niveau der einzelnen Regressionsgeraden läßt sich in diesem Falle wegen des Bezugs auf die Schalenlänge nicht vergleichen. Doch die Regressionskonstanten scheinen bei allen bisher untersuchten Prosobranchiern übereinzustimmen.

e) Süßwasser-Bivalvia. Alle untersuchten Muscheln verhielten sich während der Messungen ruhig bei geöffneten Siphonen und eingezogenem Fuß.

Bei der Berechnung der Regressionsgeraden (Abb. 7) blieben die Werte für ganz große Exemplare von *Dreissensia* und *Anodonta* unberücksichtigt, da diese offenbar außerhalb des allgemeinen Richtungsverlaufs der Geraden liegen. Vermutlich handelt es sich um Alterserscheinungen wie bei *Planorbis*.

Aus der Abb. 7 geht deutlich hervor, daß *Dreissensia* im Niveau beträchtlich über den anderen untersuchten Arten liegt (Faktor 3). Hinsichtlich des Anstiegswinkels besteht zwischen den hier untersuchten Muscheln kein statistisch gesicherter Unterschied (Tabelle 2).

Problematisch ist, ob für *Musculium*, *Anodonta* und *Unio* eine gemeinsame Regressionsgerade angegeben werden darf. Für *Musculium* und *Unio* ist dies ohne weiteres möglich, *Anodonta* fällt vielleicht dadurch um ein geringes heraus, weil nur ein sehr kleines Tier gemessen wurde und am „langen Hebelarm" die Richtung der Regressionsgerade

stark beeinflußt. Selbst bei Einbeziehung dieses Punktes bestätigt die statistische Prüfung eine gemeinsame Regression mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%.

Das Ergebnis einer gemeinsamen Regressionskonstanten aller Muscheln von etwa 1 steht in deutlichem Widerspruch zu dem Befund von Ludwig und Krywienczyk (1950), nachdem für die Dreikantmuschel

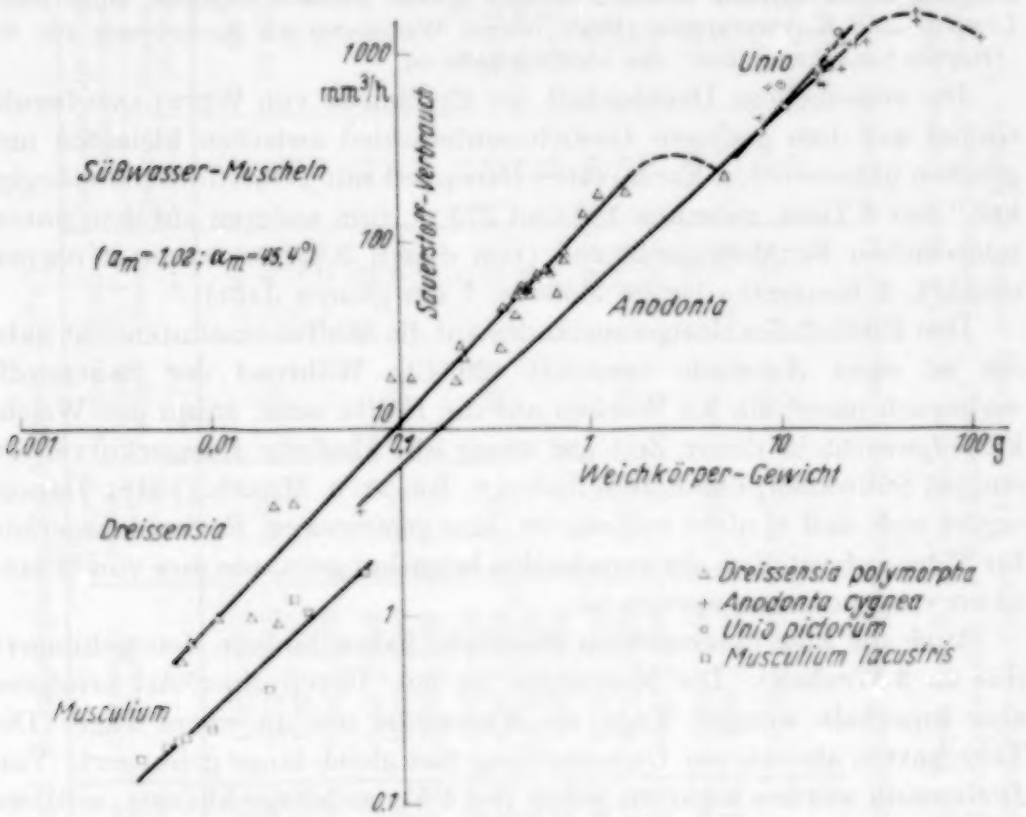


Abb. 7. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs verschiedener Süßwassermuscheln. Werte für a: *Unio* 1,10, *Dreissensia* 1,05, *Musculium* 0,94, *Anodonta* 0,93

Dreissensia $a = 0{,}67$ ist. Diese Verfasser haben den Sauerstoffverbrauch bei 23° C gemessen, auf die dritte Potenz der Schalenlänge bezogen und Tiere von 3,0—23,0 mm Länge verwendet. Die hier untersuchten Tiere umspannten einen ähnlichen Bereich von 4,2—26,8 mm Länge. Eine Umrechnung meiner Meßwerte auf die dritte Potenz der Schalenlänge ändert nichts an den Konstanten der Tabelle 2. Das bestätigt die Proportionalität von Schalenlänge und Weichkörpergewicht auch an den hier untersuchten Tieren. Eine Erklärung für den Unterschied zu den Ergebnissen von Ludwig und Krywienczyk muß in anderer, noch nicht bekannter Richtung gesucht werden, vielleicht in einem unterschiedlichen Ernährungszustand (s. unten).

Weinland (1919) hat den Sauerstoffverbrauch von *Anodonta cygnea* bei 8—10° C untersucht und die Gültigkeit der „Oberflächenregel"

festgestellt. In der gleichen Arbeit schreibt der Autor, daß andere Anodonten — er teilte sie in Gruppen von verschiedener Atmungsintensität ein — eine direkte Proportionalität des Sauerstoffverbrauchs zum Körpergewicht erkennen lassen.

Von diesen entgegengesetzten Ergebnissen zitiert LIEBSCH (1929) die einfache Proportionalität des Sauerstoffverbrauchs zum Gewicht und zieht sie zur Unterstützung seiner eigenen Befunde heran. Andere Autoren dagegen, unter ihnen LUDWIG und KRYWIENCZYK (1950) führen WEINLAND als Kronzeugen für die „Oberflächenabhängigkeit" des Stoffwechsels an.

Die verschiedene Deutbarkeit der Ergebnisse von WEINLAND beruht einmal auf dem geringen Gewichtsunterschied zwischen kleinsten und größten untersuchten Exemplaren (Gruppe I mit „Oberflächenabhängigkeit" nur 5 Tiere, zwischen 100 und 275 g), zum anderen auf dem unterschiedlichen Ernährungszustand (von diesen 5 Tieren waren 2 normal ernährt, 2 hungerten einige Monate, 1 ein ganzes Jahr).

Den Einfluß des Hungerzustandes auf die Stoffwechselintensität habe ich an einer *Anodonta* ermittelt (20° C). Während der Sauerstoffverbrauch innerhalb 3,5 Wochen auf die Hälfte sank, nahm das Weichkörpergewicht in dieser Zeit nur wenig ab. Ähnliche Hungerkurven an einigen Süßwasserpulmonaten finden v. BRAND u. Mitarb. (1948). Daraus ergibt sich, daß es nicht zulässig ist, eine gemeinsame Regressionsgerade für Tiere aufzustellen, die verschieden lange hungern, wie dies von WEINLAND vorgenommen worden ist.

Auch die hier untersuchten Muscheln haben längere Zeit gehungert (bis zu 3 Wochen). Die Messungen an den Tieren einer Art erfolgten aber innerhalb weniger Tage, an *Musculium* nur an einem Tage. Die Tiere hatten also bis zur Untersuchung fast gleich lange gehungert. Von *Dreissensia* wurden sogar an jedem der 4 Versuchstage kleinste, mittlere und größte Exemplare gemessen. Die Regressionsgerade zwischen den Sauerstoffverbrauchswerten kleiner und großer Dreissensien des ersten Meßtages unterscheidet sich in keiner Weise von der der Dreissensien des letzten Meßtages. Insgesamt muß aber das Niveau für normal ernährte Muscheln höher angesetzt werden als in Abb. 7 und Tabelle 2 für hungernde angegeben ist.

Eine gleiche Hungerzeit könnte aber auf den Stoffwechsel kleiner und großer Tiere einer Art einen unterschiedlichen Einfluß haben. Bei *Tenebrio molitor*-Larven nimmt nach v. BERTALANFFY und MÜLLER (1943) der Wert für a nach gleicher Hungerzeit der Tiere ab. Hieraus wäre zu folgern, daß die Regressionskonstante an normal ernährten Muscheln eher höher ist als hier gefunden.

Auch KRÜGER (1959, briefl. an J. SCHWARTZKOPFF) findet in sehr sorgfältigen Untersuchungen, in Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen für Muscheln, bei *Mytilus* $a = 1$, entgegen den in der Literatur vorliegenden Angaben (ROTTHAUWE 1958).

Tabelle 2. *Zusammenfassung der Meßwerte (20° C)*

Art	Anzahl der Tiere	Anzahl der Messungen	Für den Ruheumsatz auswertbare Messungen		*Regressionskonstante* a	*Gruppenmittelwert von a* a_m*	*Mittlerer Anstiegswinkel* α_m [°]	*Relativer O_2-Verbrauch* b**	In Prozent des Weichkörpergewichtes: Trockengewicht	In Prozent des Weichkörpergewichtes: Schalengewicht	Gewichtsspanne in Gramm Weichkörper
Dreissensia . . .	52	33	33	100%	$1{,}05 \pm 0{,}04$	1,02	45,4	$> 10{,}5$	9	58	0,0068—5,24
Anodonta c. . . .	17	17	17	100%	$0{,}93 \pm 0{,}05$			$> 6{,}2$	6	38—21	0,0606—117,0
Unio pict. . . .	7	7	7	100%	$1{,}10 \pm 0{,}15$			$> 2{,}9$	8	69	8,17—20,8
Musculium . . .	47	10	10	100%	$0{,}94 \pm 0{,}08$			$> 2{,}8$	9	51	0,0041—0,063
Deroceras l. . . .	34	10	10	100%	$0{,}84 \pm 0{,}03$	0,87	40,9	22	12	—	0,0046—0,415
Arion hort. . . .	5	5	5	100%	$0{,}77 \pm 0{,}10$			16	20	—	0,0172—0,265
Arion ater . . .	24	24	19	79%	$0{,}90 \pm 0{,}03$			14	10	—	0,317—16,2
Helix pom. . . .	66	66	20	30%	$0{,}71 \pm 0{,}03$	0,76	37,1	27	15	5—20	0,134—39,5
Cepaea nem. . .	29	29	14	48%	$0{,}73 \pm 0{,}04$			18	12	13—24	0,217—2,49
Clausilia	71	57	24	42%	$0{,}79 \pm 0{,}13$			14	13	32—49	0,0078—0,0964
Succinea p. . . .	57	46	40	87%	$0{,}85 \pm 0{,}04$			13	13	11—9	0,0066—0,247
Limnaea st. . . .	56	44	4(+9)	9%	$0{,}70 \pm 0{,}05$	0,70	35,0	11,5	9	13	0,0073—2,64
Limnaea ov. . .	65	38	8	21%	$0{,}71 \pm 0{,}06$			11,5	6	16	0,0025—0,545
Physa acuta . . .	119	66	34	52%	$0{,}69 \pm 0{,}05$			10,5	9	35	0,0040—0,126
Planorbis corn. .	91	66	2(+10)	3%	$> 0{,}63 \pm 0{,}08$	$> 0{,}62$	$> 31{,}8$	< 11	9	32	0,192—3,53
Australorbis t. . .	16	11	10	91%	$> 0{,}60 \pm 0{,}12$			$> 5{,}3$	7,5—4,5	29	0,0085—0,189
Melanoides t. .	41	31	—		$< 0{,}65 \pm 0{,}02$	$< 0{,}65$	$< 33{,}0$	$< 9{,}5$	15	62	0,0024—0,463
Bythinia t. . . .	—	—	—		—	—	—	—	9	26 (Aquar.) 46 (See)	

* a_m berechnet unter Berücksichtigung der durch Zahl der Messungen und Gewichtsspanne stärker ins Gewicht fallenden Arten einer Gruppe.

** b ist der Sauerstoffverbrauch (mm^3/Std) eines Tieres von 0,1 g Weichkörper. a und b dieser Tabelle gelten nur für den Ruheumsatz (Ausnahme: *Melanoides*. Ihre Werte sind infolge starker Aktivität während der Messung zu hoch). Durch Einbeziehung von sehr alten Tieren sind die Werte der beiden Planorbiden zu niedrig, b bei *Planorbis corneus* zu hoch (S. 14).

f) Vergleich der Meßergebnisse unter Berücksichtigung von Weichkörper-, Trocken- und Schalengewicht. Bei gemeinsamer Darstellung der Regressionsgeraden (aus den Abb. 3—7) treten 3 Gruppen hervor (Abb. 8, Einsatz).

Hinsichtlich des Anstiegswinkels fallen als erste die Bivalvier deutlich heraus, α beträgt hier im Durchschnitt 45° (Tabelle 2). Die Land-

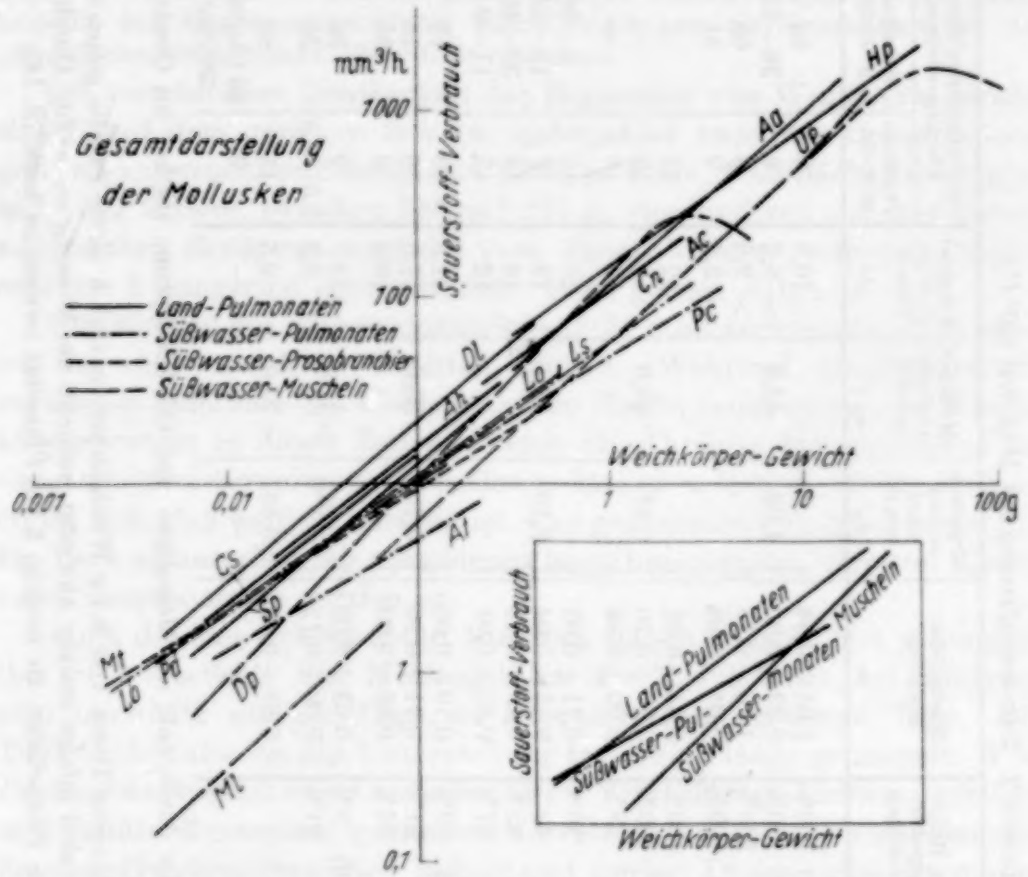


Abb. 8. Regressionsgerade des O_2-Verbrauchs aller hier untersuchten Molluskenarten. Erklärung der Abkürzungen: *Aa Arion ater, Ac Anodonta cygnea, Ah Arion hortensis, At Australorbis tenagophilus, Cn Cepaea nemoralis, Cs Clausilia spec., Dl Deroceras laeve, Dp Dreissensia polymorpha, Hp Helix pomatia, Lo Limnaea ovata, Ls Limnaea stagnalis, Ml Musculium lacustre, Mt Melanoides tuberculata, Pa Physa acuta, Pc Planorbis corneus, Sp Succinea putris, Up Unio pictorum*

pulmonaten (2.) zeichnen sich durch intermediäre Anstiegssteilheit aus ($\alpha = 37$—$41°$). Die niedrigsten Anstiegswinkel finden wir bei den Wasserschnecken (3.), 35° für die Pulmonaten, 30° für die Prosobranchier.

Aus grundsätzlichen Überlegungen ist es überaus bedenklich, die Absolutwerte von Stoffwechselintensitäten bzw. deren Veränderungen über verschiedene Arten zu vergleichen, solange nicht die den jeweiligen Versuchsbedingungen entsprechenden arttypischen Regressionsgeraden bekannt sind und diese parallel verlaufen. Ein Blick auf Abb. 8 (Einsatz) beweist, daß man bei beliebiger Wahl der Größe der zu vergleichenden Tiere

praktisch jedes Verhältnis von Stoffwechselintensitäten zwischen den einzelnen Arten ablesen kann. Mit Einschränkung scheint es aber doch berechtigt, die besondere Höhe des absoluten Sauerstoffverbrauchs bei den Landpulmonaten (2.) zu betonen. Den Gruppen 1 und 3, die sich durch extreme α-Werte unterscheiden, ist ein niedriger Sauerstoffverbrauch gemeinsam (bei Muscheln eventuell durch Hungern bedingt; vgl. S. 18).

Die Unterschiede hinsichtlich des Niveaus hängen unter anderem von der Bezugsgröße ab, für die hier bisher das *Weichkörpergewicht* eingesetzt worden ist.

Zweifellos kann für einen interspezifischen Vergleich der Sauerstoffverbrauch nicht auf das *Gesamtkörpergewicht* bezogen werden, weil 1. die nicht am Stoffwechsel beteiligten Schalen einen wechselnden Anteil am Gesamtgewicht der verschiedenen Arten haben und weil 2. der relative Anteil der Schale am Gesamtgewicht sich während des Wachstums der einzelnen Arten unterschiedlich ändert, z. T. auch konstant bleibt (Tabelle 2).

Die Schalengewichte variieren von Art zu Art zwischen 11 und 69% des Weichkörpergewichtes. Außerdem kann das Schalengewicht derselben Art abhängig sein von den Standortbedingungen, unter denen das Tier aufgewachsen ist. Als Beispiel mag *Bythinia tentaculata* dienen: Das Schalengewicht im Aquarium gezogener erwachsener Tiere betrug 26%, von solchen aus dem Seeburger See 46% des Weichkörpergewichts.

Das *Trockengewicht* wird von vielen Autoren — allerdings nicht von den hier im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel der Mollusken zitierten — als Bezugsgröße verwendet. Gegen seine Benutzung wendet v. Bertalanffy (1942) unter anderem ein, daß die nicht im Stoffwechsel stehenden Reservestoffe und Stützstrukturen, die in vivo einen geringen Wassergehalt haben, auch im Trockengewicht erscheinen und seinen Wert verzerren. Ferner geht auch aus der Untersuchung von Blažka (1955) hervor, daß der Wassergehalt für die Physiologie des Stoffwechsels durchaus wesentlich sein kann. Trotz dieser Bedenken sollen die Einflüsse eines Wechsels des Bezugssystems von Weichkörper- auf Trockengewicht kurz besprochen werden.

Da die Landpulmonaten einen geringeren Wassergehalt als die Süßwassermollusken haben, mit Ausnahme von *Melanoides*, würde bei Bezug auf das Trockengewicht in Abb. 8 das Niveau des Sauerstoffverbrauchs der Landpulmonaten relativ sinken, ebenso das der *Melanoides* (die Geraden wären nach rechts verschoben), *Arion hortensis* würde mit seinem hohen Trockenanteil von 20% besonders betroffen werden. Weitere Änderungen wären nicht zu erwarten, vor allem nicht bezüglich der Anstiegswinkel. Denn der prozentuale Anteil des Trockengewichts am Weichkörpergewicht bleibt innerhalb einer Art während des Wachstums konstant. Nur bei *Australorbis tenagophilus* zeigen die sehr alten Tiere

einen relativ höheren Wassergehalt (Tabelle 2). Hier würde die Regressionskonstante bei Bezug auf das Trockengewicht verändert, und zwar würden die auf S. 14 als Alterserscheinung gekennzeichneten, abweichenden Meßpunkte sich der allgemeinen Tendenz besser einfügen.

IV. Diskussion

1. Die verschiedenen Regressionskonstanten

Die vorliegende Arbeit ist von der Frage ausgegangen: Wie liegen die Regressionsgeraden bei den Mollusken, wenn sie unter einheitlichen Bedingungen untersucht werden? Im vorangegangenen Kapitel habe ich die aus den Meßdaten errechneten Regressionsgeraden dargestellt, und ich glaube, verläßliche Werte für sie gefunden zu haben.

Es zeigt sich nunmehr, daß Regressionsgerade mit Anstiegswinkeln von 30—45° innerhalb der Mollusken vorkommen. Ich kann keine Beziehung zwischen der Art des Atmungsorgans und dem Typ der Stoffwechselreduktion finden, etwa derart, daß Lungen- und Tracheenatmer eine Stoffwechselintensität proportional G^1 (Anstiegswinkel $\alpha = 45°$), Kiemenatmer etwa proportional $G^{2/3}$ ($\alpha = 33{,}7°$) haben. Die Lungenatmer zeigen die Neigungswinkel von 35, 37,6 und 41,2° (Tabelle 2), die Kiemenatmer dagegen von etwa 30 und 45°.

Es scheint danach, daß man dem biologischen Geschehen Gewalt antut, wenn man es ohne genauere Analyse in so einfache Beziehungen pressen will wie „Atmung proportional dem Gewicht" und „Atmung proportional einer Oberfläche".

Das hier vorgelegte Material zeigt, daß gewisse Verwandtschaftsgruppen durch gemeinsame Regressionskonstanten charakterisiert sind (Tabelle 2). Verwandtschaftliche Gruppierungen sind auch aus älteren Arbeiten herzuleiten (LUDWIG 1956; vgl. S. 2).

Dementsprechend hat LEHMANN (1956) eine bisher widerspruchsfreie Deutung der Erscheinungen der Regression gegeben. Er sieht die jeweilige Regressionskonstante als eine erblich festgelegte Eigenschaft an, die arttypisch ist und einer weiteren Erklärung nicht bedarf (vgl. S. 2). Er schreibt weiter (1956, S. 5): „Die Stoffwechselreduktion ist eine fundamentale Größe, die sich unter äußeren Einflüssen nicht ändert, sondern ihrerseits bestimmend ist für die Größe bzw. Beschaffenheit funktioneller oder morphologischer Zustandsbilder."

Die erste Hälfte dieses zitierten Satzes wird sicher noch einer Korrektur bedürfen, da die Größe der Stoffwechselreduktion sehr wohl beeinflußbar ist. GILCHRIST (1958) hat a als abhängig von dem Salzgehalt des Mediums gefunden. Die Beeinflussung durch Arbeitsleistung haben wir festgestellt (S. 9). Weiter dürfte ein Einfluß der Temperatur zu erwarten sein. Hierüber sind Angaben in der Literatur nicht einheitlich.

Wir hoffen, durch weitere Untersuchungen Klarheit darüber zu erhalten. Es wird jedoch noch einer sehr eingehenden Bearbeitung bedürfen, ehe die Funktionszusammenhänge zwischen Erbanlage, Körpergröße und Atmungsintensität lückenlos erkannt sind.

Als eine mögliche Arbeitshypothese kann der Befund von KIENLE (1957) angesehen werden, wonach die Lungenwandfläche von *Helix* proportional $G^{0,74}$ zunimmt. Es muß offengelassen werden, ob es sich hier um ein erblich festgelegtes anisometrisches Wachstum handelt oder ob der Sauerstoffverbrauch der Organe von *Helix* und damit die Größe des Gesamtstoffwechsels das Wachstum der Lungenwandfläche in dieser Weise bestimmt. Jedenfalls steht die Größenänderung der relativen Lungenfläche (KIENLE) in Übereinstimmung mit den hier gefundenen Regressionskonstanten des Stoffwechsels für *Helix* von 0,71 bzw. für gehäusetragende Landpulmonaten von 0,76. KIENLE (1957) konnte die gefundenen Veränderungen der Lungenwandfläche noch nicht in Beziehung zur Atmungsintensität bringen, da seinerzeit nur der von LIEBSCH (1929) ermittelte Regressionskoeffizient für Heliciden ($a = 1$) bekannt war. Wir haben auf S. 13 dargelegt, daß die von LIEBSCH angewandte Darstellungsweise zu irrtümlichen Ergebnissen führt.

Ähnlich wie bei *Helix* stimmt die Entwicklung der Tracheeninnenflächen mit der Stoffwechselreduktion bei Insekten in ihrem Wert für a überein (SATTEL 1956).

Offenbar sind bei den Mollusken die Zusammenhänge nicht einfach übersehbar, so daß das Zusammentreffen der Lungenflächenentwicklung und der Reduktion des Sauerstoffverbrauchs bei *Helix* noch nicht kausal gedeutet werden kann.

2. Die Niveau-Unterschiede im Sauerstoffverbrauch

Während Regressionsgerade auf ihren Anstiegswinkel hin oft untersucht und verglichen worden sind, ist der absoluten Höhe des Sauerstoffverbrauchs geringe Beachtung geschenkt worden.

Die „absolute" Höhe des Sauerstoffverbrauchs einer Art ist weitgehend von der Temperatur abhängig. Auch die „relative" Lage von Regressionsgeraden verschiedener Arten zueinander dürfte sich wegen der unterschiedlichen Empfindlichkeit der Arten bei Untersuchung auf anderer Temperaturstufe ändern. Zweifellos bleiben aber Niveauunterschiede zwischen einzelnen Arten auch bei wechselnden Untersuchungstemperaturen bestehen — vgl. *Planorbis* und *Limnaea st.* (v. BERTALANFFY und MÜLLER 1943) bei 20—23° C, oder (FÜSSER und KRÜGER 1951) bei 13—15° C, hier bei 20° C; *Dreissensia* und *Anodonta* bei 23° C (LUDWIG und KRYWIENCZYK 1950), hier bei 20° C. Danach ist eine Niveaudifferenz des Sauerstoffverbrauchs zwischen den einzelnen

Arten oder innerhalb einer Gattung charakteristisch und erblich festgelegt. Gleiches Niveau für je eine Gattung lassen die Ergebnisse an den beiden *Arion*-, *Deroceras*- und *Limnaea*-Arten vermuten (Abb. 3 und 5).

3. Die biologische Bedeutung der verschiedenen Stoffwechselreduktionen

Es bleibt noch zu untersuchen, inwieweit andere Lebenserscheinungen oder Leistungen der hier bearbeiteten Tiergruppen in Zusammenhang zu bringen sind mit dem Ausmaß ihrer verschiedenen Stoffwechselreduktionen.

Derartige Vergleiche liegen vor mit dem Wachstum der Tiere (v. BERTALANFFY 1942, 1957, v. BERTALANFFY und MÜLLER 1943), mit der Herzschlagfrequenz (SCHWARTZKOPFF 1956, KIENLE und LUDWIG 1956, v. BERTALANFFY 1957) und mit dem Verhältnis der Kriechgeschwindigkeiten kleiner und großer Tiere derselben Art (v. BUDDENBROCK 1934, LUDWIG 1937, KRYWIENCZYK 1952a und b).

Nach v. BERTALANFFY (1942) ist der Stoffwechsel die Voraussetzung für das Wachstum. Ebenso bestehen sehr enge Beziehungen vom Stoffwechsel zur Herzschlagfrequenz und zu den Laufleistungen der Tiere (LEHMANN 1956). Bei Versuchen, die verschiedenen Funktionen durch mathematische Formulierungen miteinander zu verknüpfen, nimmt die Regressionskonstante a des Stoffwechsels eine zentrale Stellung ein. Dabei wird stillschweigend vorausgesetzt, daß diese Konstante von äußeren Faktoren unabhängig sei bzw. daß bei den gegebenen Versuchsbedingungen die Außenfaktoren vernachlässigt werden könnten. Diese Voraussetzung ist noch nicht genügend geprüft und zumindest bedenklich (vgl. S. 22). Es scheint daher angezeigt, die Folgerungen, die sich aus der Gegenüberstellung der hier vorgelegten Befunde mit anderen vergleichend physiologischen Untersuchungen ergeben, nicht quantitativ, sondern nur qualitativ zu betrachten.

a) Stoffwechsel und Wachstum. v. BERTALANFFY (1942, 1957) unterscheidet 3 Stoffwechseltypen und ordnet ihnen auf Grund von experimentell gefundenen Wachstumskurven je einen charakteristischen Wachstumstypus zu. Diese lassen sich außerdem nach den von v. BERTALANFFY entwickelten theoretischen Vorstellungen aus den Stoffwechseltypen mathematisch ableiten.

v. BERTALANFFY hat als Stoffwechseltypen unterschieden: „Atmung proportional der Oberfläche" ($a = 0{,}67$), „Atmung proportional der Masse" ($a = 1$) und „Atmung zwischen Oberflächen- und Gewichtsabhängigkeit" ($a = 0{,}8$). Nachdem hier gefunden worden ist, daß die Stoffwechselreduktionen der Molluskengruppe nahezu kontinuierlich zwischen den beiden Extremen der „Oberflächen-" bzw. „Gewichtsabhängigkeit" (oder noch darüber hinaus) variieren, müßte nach der

Formel von v. BERTALANFFY eine größere Anzahl von Wachstumstypen gefordert werden. Diese sollten — entsprechend den Stoffwechseltypen — alle Übergänge zwischen den bisher gefundenen, scharf unterschiedenen Wachstumstypen erkennen lassen.

Andererseits gibt es Befunde, die an der Richtigkeit der mathematischen Formulierung von v. BERTALANFFY zweifeln lassen. Nach LEHMANN (1956) gilt für den Stoffwechsel der Wirbeltiere keine „Oberflächenabhängigkeit" (wie v. BERTALANFFY noch annimmt), sondern Proportionalität zu $G^{0,75}$. Die gleiche Abhängigkeit zeigen auch die Heliciden (hier; dagegen Annahme von v. BERTALANFFY „Massenabhängigkeit"). In den Wachstumskurven aber zeigen Wirbeltiere und Heliciden prinzipiell verschiedene Typen (v. BERTALANFFY 1942, 1957, v. BERTALANFFY und MÜLLER 1943).

Die Beziehung zwischen Stoffwechsel und Wachstum ist danach nicht in der bisher angenommenen Weise realisiert. Da die vereinfachende Typisierung der Regressionsgeraden fallengelassen werden muß, bedarf auch das Verhältnis von Stoffwechsel zum Wachstum einer neuen Formulierung.

b) Stoffwechsel und Herzschlagfrequenz. Die in den Arbeiten von KIENLE und LUDWIG (1956) und v. BERTALANFFY (1957) angestellten Überlegungen stellen eine Beziehung her zwischen der Stoffwechselreduktion und der Reduktion der Herzschlagfrequenz.

Zugrunde liegt der Gedanke, daß Stoffwechselintensität und Kreislaufintensität gekoppelt wären (vgl. S. 2). Die Herzschlagfrequenz kann aber nur dann als Repräsentant der Kreislaufintensität angesehen werden, wenn das Schlagvolumen proportional der Körpergröße ansteigt. Direkte Messungen darüber liegen nicht vor. Immerhin hat KIENLE (1957) Änderungen des Herz*gewichts* von *Helix* als einfach proportional dem Körpergewicht gefunden. Nur wenn angenommen werden darf, daß einer Änderung der Herzgewichte eine gleiche des Schlagvolumens entspricht, würde sich nach den Untersuchungen von SCHWARTZKOPFF (1956) eine Regressionskonstante a der Kreislaufintensität von 0,88 ergeben (nach entsprechender Umrechnung). Diese läßt sich nur in allgemeinster Weise mit den hier gefundenen Regressionskonstanten vergleichen, indem nämlich diese zwischen 0,60 und 1,05 variieren. In keinem Fall besteht für einzelne Arten oder Artengruppen eine erkennbare Korrelation zwischen der Entwicklung von Herzschlagfrequenz und Stoffwechsel. Es muß vorläufig offenbleiben, ob eine bessere Übereinstimmung durch genauere Kenntnis der am Kreislauf beteiligten Größen hergestellt werden kann, wie z. B. Schlagvolumen oder Blutzusammensetzung bei kleinen und großen Tieren.

c) Stoffwechsel und Kriechgeschwindigkeit. Die Geschwindigkeit der Fortbewegung der verschiedensten Tiere ist als ein Ausdruck der

Arbeitsleistung häufiger untersucht worden. Über ihren Zusammenhang mit der Körpergröße und dem Sauerstoffverbrauch bei Mollusken schreibt LUDWIG (1937): „Theoretisch ergibt sich, daß bei Proportionalität des Energiekonsums zum Quadrat der Linearausdehnung (d. h. Oberflächenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs, d. Verf.) sich innerhalb jeder Tiergruppe die kleinen Vertreter höhere *Relativ*geschwindigkeiten (von LUDWIG benutzt im Sinne: Geschwindigkeit pro Körperlänge) leisten können als die größeren, ohne ihren Energiehaushalt stärker zu belasten, ja sogar — gleiche *Absolut*geschwindigkeit. Bei Proportionalität des Energiekonsums zur 3. Potenz der Linearausdehnung (Gewichtsabhängigkeit) ist ersteres im Grenzfall nicht mehr möglich, letzteres höchstens ausnahmsweise möglich. Die bisherigen empirischen Befunde sind hiermit in Einklang." Die Messungen v. BUDDENBROCKS (1934) und LUDWIGS (1937) wurden ergänzt von KRYWIENCZYK (1952 a und b).

Die von LUDWIG und den anderen Verfassern angenommenen Beziehungen zwischen dem Sauerstoffverbrauch bzw. der Stoffwechselreduktion und der Fortbewegung sind so dehnbar, daß die von uns ermittelten neuen Regressionskonstanten an der Interpretation dieser Verfasser nichts Wesentliches ändern.

Nur *Dreissensia*, die nach unseren Messungen keine Stoffwechselreduktion aufweist, jedoch fast konstante Absolutgeschwindigkeit kleiner und großer Tiere besitzt (LUDWIG 1937), fügt sich jetzt als „Ausnahme" in die von LUDWIG aufgestellte Regel. Hier wurden für *Limnaea stagnalis* und *L. ovata* Stoffwechselreduktionen von $a = 0{,}7$ bestimmt. Der gleiche Wert ist für *L. auricularia* anzunehmen (bisher $a = 1$). Ebenso ändert sich der Wert für die Landpulmonaten von 1 zu 0,76. In beiden Fällen steht die Änderung des Stoffwechseltyps (kleiner werdendes a) der Einordnung in den von LUDWIG angenommenen Zusammenhang zur Bewegungsgeschwindigkeit nicht im Wege.

Eine exakte Festlegung der Beziehungen zwischen der Arbeitsleistung durch Körperbewegung und dem Stoffwechseltyp hat zur Voraussetzung, daß die tatsächlich für die Fortbewegung verbrauchte Energie bestimmt wird. Ein Hinweis für die hierbei zu erwartenden Ergebnisse liegt in unserer Gegenüberstellung von Ruhe- und Arbeitsumsatz (S. 9 und Abb. 2). Diese Messungen sind aus methodischen Gründen nicht geeignet, die Höhe der Laufleistung mit dem Energieverbrauch quantitativ zu vergleichen. Sie zeigen jedoch erstens, daß sich bewegende Land- und Wasserpulmonaten im Durchschnitt ungefähr doppelt so viel Energie verbrauchen wie ruhende, und zweitens, daß die Regressionskonstante bei arbeitenden Tieren steigt. Es wird genauerer Untersuchungen bedürfen, um zu entscheiden, ob die Regressionskonstante des Ruheumsatzes oder die des Arbeitsumsatzes oder, was sehr wohl möglich ist, die Differenz beider die Bewegungsleistung bedingt. Es scheint angezeigt, einstweilen die Spekulationen über den Zusammenhang zwischen Stoffwechsel- und Bewegungstyp nicht überzubewerten.

Zusammenfassung

1. Zur Aufklärung von möglicherweise methodisch bedingten Widersprüchen in der Literatur wird der Sauerstoffverbrauch bei verschieden großen Tieren von 17 Molluskenarten unter einheitlichen Bedingungen in einer modifizierten Warburg-Apparatur gemessen (bei 20° C und vorheriger Adaptation an diese Temperatur; Schüttelfrequenz = 40 Schwingungen/min, Amplitude = 4 cm; ruhende Tiere in vergleichbarem Ernährungszustand).

2. Für jede untersuchte Art läßt sich die Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und Körpergewicht durch die Gleichung wiedergeben: O_2-Verbrauch $= b \times$ Gewicht ^{a} (b = Niveaukonstante, a = Regressionskonstante).

3. An *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis* wird der Einfluß von Ruhe und Bewegung auf die Lage der Regressionsgeraden quantitativ bestimmt.

4. An den 17 untersuchten Arten ergibt sich eine systematische Ordnung der Regressionskonstanten (a). Als mittlerer Wert für den Ruheumsatz wird gefunden: für Muscheln $a = 1{,}02$, für Nacktschnecken 0,87, für gehäusetragende Landpulmonaten 0,76, für Süßwasserpulmonaten 0,70 und für Prosobranchier weniger als 0,65.

5. Innerhalb der Gruppen unterscheiden sich die einzelnen Arten oft hinsichtlich der absoluten Höhe (b) des Sauerstoffverbrauchs. Die resultierende Parallelverschiebung der Regressionsgeraden läßt eine einfache Zusammenfassung von Meßpunkten verschiedener Arten nicht zu.

6. Es wird angenommen, daß die verschiedenen Reduktionen und die absolute Höhe des Sauerstoffverbrauchs für jede Art oder Artengruppe erblich festgelegt ist. Eine einfache physiologische Erklärung kann hierfür noch nicht gegeben werden.

7. Die Bedeutung der Stoffwechselreduktionen in Zusammenhang mit Wachstumskurven, mit den Reduktionen in der Herzschlagfrequenz und mit der Kriechgeschwindigkeit großer und kleiner Tiere derselben Art wird diskutiert.

Literatur.

Bertalanffy, L. v.: Theoretische Biologie, Bd. 2, Stoffwechsel und Wachstum. Berlin: Gebrüder Borntträger 1942. — Quantitative laws in metabolism and growth. Quart. Rev. Biol. **32**, 217—231 (1957). — Bertalanffy, L. v., u. I. Müller: Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. VIII. Die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße und der Zusammenhang von Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. Riv. Biol. **35**, 48—95 (1943). — Błażka, P.: Temperaturadaptation des Gesamtmetabolismus bei der Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **65**, 430—438 (1955). — Brand, Th. v., M. O. Nolan and E. R. Mann: Observations on the respiration of *Australorbis glabratus* and some other aquatic snails. (Pulmonaten und Prosobranchier, 17 Arten.) Biol. Bull. **95**, 199—213 (1948). — Buddenbrock, W. v.: Über

die kinetische und statische Leistung großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. **22**, 675—680 (1934). — FÜSSER, H., u. F. KRÜGER: Vergleichende Versuche zur Atmungsphysiologie von *Planorbis corneus* und *Limnaea stagnalis* (Gastropoda pulmonata). Z. vergl. Physiol. **33**, 14—52 (1951). — GILCHRIST, B. M.: The oxygen consumption of *Artemia salina* (L.). Hydrobiologia (Den Haag) **12**, 27—37 (1958). — JOB, S. V.: The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Publ. Ontario Fish. Res. Lab. **73**, 1—39 (1955). — KIENLE, M.-L.: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. XIII. Über Beziehungen zwischen Körpergröße, Lungengröße und Energiekonsum bei Pulmonaten, insbesondere *Helix pomatia* und *Zebrina detrita*. Z. vergl. Physiol. **40**, 440—450 (1957). — KIENLE, M.-L., u. W. LUDWIG: Körperzeiten, Körpergröße und Energiebilanz. XI. Die Beziehung zwischen Körpergröße und Sauerstoffverbrauch bei Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. **39**, 102—118 (1956). — KITTEL, A.: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. **28**, 533—562 (1941). — KLEIBER: Gewebsstoffwechsel. Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.) **48**, 419 (1941). Nach LEHMANN 1956. — KRÜGER, F.: Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs einheimischer Grillen. Biol. Zbl. **77**, 581—588 (1958). — KRYWIENCZYK, J.: Körpergröße, O_2-Konsum und Kriechgeschwindigkeit bei Prosobranchiern. Z. vergl. Physiol. **34**, 6—13 1952a). — Körpergröße, O_2-Konsum und Kriechgeschindigkeit bei Wasserpulmonaten. Z. vergl. Physiol. **34**, 14—19 (1952b). — LEHMANN, G.: Tiergröße und Stoffwechsel. Umschau **52**, H. 12 (1952). — Das Gesetz der Stoffwechselreduktion und seine Bedeutung. In Handbuch der Zoologie (KÜKENTHAL, KRUMBACH usw.), 8/4 (5), S. 1—32. Berlin 1956. — LIEBSCH, W.: Über die Atmung einiger Heliciden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **46**, 161—208 (1929). — LUDWIG, W.: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. I. Untersuchungen an Süßwassermollusken und Arthropoden. Z.vergl. Physiol. **24**, 319 bis 342 (1937). — IX. Betrachtung über den Energiekonsum von Tieren mit Atmungsorganen von zweierlei Typ. Z. vergl. Physiol. **39**, 84—88 (1956). — LUDWIG, W., u. J. KRYWIENCZYK: III. Der Sauerstoffverbrauch von Muscheln in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. **32**, 464—467 (1950). — MATHER, K.: Statistische Analysen in der Biologie. London: Methuen & Co. (Kommission bei Springer, Wien 1954). — PRECHT, H.: Die Lungenatmung der Süßwasserpulmonaten (zugleich ein Beitrag zur Temperaturabhängigkeit der Atmung). Z. vergl. Physiol. **26**, 696—739 (1939). — REGNAULT et REISET: Ann. chim. phys. (3) **26**, 299 (1849). Nach LEHMANN 1956. — RICHET, C.: La chaleur animale. Paris 1889. Nach LEHMANN 1956. — ROTTHAUWE, H. W.: Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* (mit einem Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit vom Elektrolytgehalt des Außenmediums). Veröff. Inst. Meeresforsch. **5**, 143—159 (1958). — RUBNER, M.: Über den Einfluß der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel. Z. Biol. **19**, 535—562 (1883). — SARRUS et RAMEAUX: Bull. Acad. roy. Méd. Belg. **3**, 1094 (1839). Nach LEHMANN 1956. — SATTEL, M.: Die Größe der Tracheen-Innenflächen von Seidenspinnerraupen in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. **39**, 89—101 (1956). — SCHLIEPER, C.: Praktikum der Zoophysiologie. Stuttgart: Gustav Fischer 1955. — SCHOLANDER, P. F., and G. A. EDWARDS: Volumetric microrespirometer for aquatic organisms. Rev. sci. Instr. **13**, 32—33 (1942). — SCHWARTZKOPFF, J.: Herzfrequenz und Körpergröße bei Mollusken. Verh. der Dtsch. Zool. Ges. in Hamburg, 1956, S. 463—469. — VOIT, E.: Energiebedarf. Z. Biol. **41**, 113 (1901). Nach LEHMANN 1956. — WEINLAND, E.: Beobachtungen über den Gaswechsel von *Anodonta cygnea* L. Z. Biol. **69**, 1—86 (1919).

Dr. H. WESEMEIER, Göttingen,
Zoologisches Institut der Universität, Berliner Str. 28

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 29—36 (1960)

From the Dept. of Zoology, Univ. of Vienna, Austria
and Woods Hole Oceanographic Institution, Mass. U.S.A.

GROWTH AND METABOLISM IN A MARINE NEMATODE, *ENOPLUS COMMUNIS* BASTIAN*, **

By

WOLFGANG WIESER and JOHN KANWISHER

With 4 Figures in the Text

(Received November 20, 1959)

Although nematodes represent the most diversified and most abundant group of metazoans living at the bottom of the sea (WIESER 1960) there is not a single marine species in which the life span and the rate of growth is known. SMIDT (1951), trying to estimate the productivity of nematode populations in the Danish Waddensea, had to rely on figures given by OVERGAARD-NIELSEN (1949) for terrestrial nematodes which indicate for many species an average life span (from egg to adult female) in the order of one month at an experimental temperature of 15° C.

It seemed desirable to provide a better basis for speculations on the productivity of marine nematode populations. In connection with this aim an attempt was made to investigate the metabolism of one species of marine nematodes during its whole life span. Since nematodes do not have special respiratory organs and since they maintain throughout their life history a nearly constant ratio of suface to volume these animals are ideally suited to show whether or whether not in poikilotherms the metabolism/size relationship can be expressed by a simple function. So far there exist only data by OVERGAARD NIELSEN (1949) on the oxygen consumption of a marine nematode, *Pontonema vulgare*, within a size range of 70 and 500 μg. A few single data on the oxygen consumption of unidentified marine nematodes were published by ZEUTHEN (1947).

Material and methods

Enoplus communis BASTIAN was chosen as a convenient object since it is of large size and easily obtained the year round from large brown algae *(Fucus, Ascophyllum)* in the intertidal and shallow sublittoral. Algae from Nobska Beach or near the Woods Hole Oceanographic Institution were collected in a bucket and vigorously shaken in the laboratory. The water was filtered through a screen with a mesh width of 160 μ. Checks showed that after this treatment only few

* Contribution no. 1059 from the Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Mass.

** Supported by NSF grant G-4813.

nematodes remained in the algae and not even small larvae passed through the screen. Fifty to 100 specimens were picked out at random under the dissecting microscope and their weight determined by assuming the volume of a nematode to be very nearly comparable to that of a cylinder (see OVERGAARD NIELSEN 1949 and WIESER 1960). The eggs could be found in batches of 4—7 attached to branches of seaweeds, or they were dissected out of gravid females. Their weight is based on measurements of their diameter, excluding the membranes. The specific gravity of adult specimens has been found to be 1.13 by WIESER (1960) and this figure was assumed to hold for all stages — which assumption, as will be shown later, is probably unjustified. The samples were collected in October 1958, January, February, April, May, June and July 1959.

Determinations of oxygen consumption were made by the Cartesian diver method as described, amongst others, by HOLTER and LINDERSTRØM-LANG (1943) and by ZEUTHEN (1947). The divers used had a volume from 6.5 to 37.4 μl and volume changes could be read to 0.001 $\mu l O_2$/hr in the smallest and 0.006 μl/hr in the largest diver. The divers were filled with seawater and the nematode(s) transferred by means of a fine steel needle (Kerr pulp files no. 1). After the nematode(s) had sunk to the bottom of the diver, the superfluous water was sucked out with a fine pipette. Consequently, the volume of the water drop was not exactly controlled. Most of the experiments were performed on single individuals, some on two. The eggs were measured in batches of four or five. The experimental temperature was usually 20° C, in some cases 21 and 22°. In the following diagrams all values are corrected for 20°, assuming the temperature/metabolism relationship as expressed in KROGH's standard curve (KROGH 1941). A few oxygen measurements with batches of adult *Enoplus communis* were made employing the microvolumetric respirometer of SCHOLANDER (SCHOLANDER et al. 1952). The data obtained by this method were in agreement with those obtained by the Cartesian diver technique.

Results

1. Growth. If the random batches of nematodes collected between October 1958 and July 1959 are arranged according to arbitrarily chosen weight classes, the picture shown in Fig. 1 emerges. It is evident that *E. communis* has an annual life cycle, spawing setting in around the beginning of April. Unfortunately, it cannot be stated when most of the animals have reached sexual maturity since it was omitted to note in the October sample the frequency of mature animals. However, it is certain that mature animals can be found in October; and in the January sample, most of the animals are sexually mature. The female/male ratio rises from January to May quite regularly, suggesting higher death rates of the males after copulation. In the June and July samples the number of adults has dropped so much that the ♀♀/♂♂ ratio has no biological meaning.

By determining for each month the average weight of one year class and by plotting the obtained values on arithmetic graph paper (Fig. 2), one obtains the growth curve of the nematode population (or, rather, of an idealized "average" individual). This curve agrees well with the sigmoid growth curve which, according to v. BERTALANFFY (1957 and

previously) is typical for animals in which anabolism varies with the 2/3 power of the weight.

2. Metabolism. The main purpose of this part of the investigation was to establish the metabolism/size relationship in *E. communis* from egg to adult stage. Since, however, juveniles and adults appear at different times of the year the possible effect of temperature compensation in the different stages had to be taken into account. Fig. 3 summarizes measurements on larger specimens collected at —1.5 to 0° C, at 6 to 16° C and at 18° C. The experimental temperature always was 20° C and the animals were measured on the day of collecting or after spending a number of days in a refrigerator or culture room at either the habitat or a lower temperature. None of these variables seems to

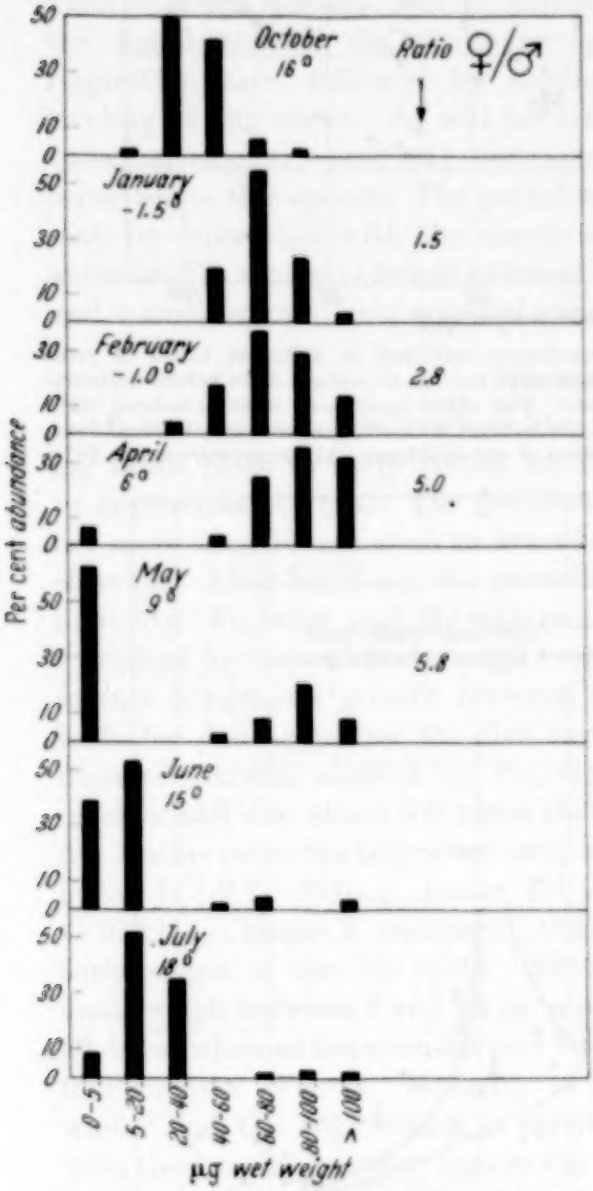


Fig. 1. Histogram showing distribution of size classes of *E. communis* from October through July. The water temperature prevailing on collecting day is indicated under each month

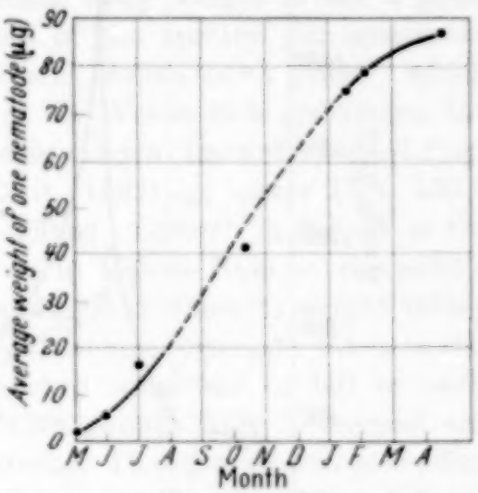


Fig. 2. Growth curve of an "average" individual of *E. communis* from first larval stage to maturity. The weight figures represent averages of one year class from the samples shown in Fig. 1

have had an effect on the oxygen consumption of the larger specimens and it is assumed that this situation is characteristic of all stages of the species. In addition, no difference in respiration rate could be detected between the two sexes.

When all the experimental values from egg to adult are plotted on semi-log paper (Fig. 4, solid circles) it becomes clear that no simple

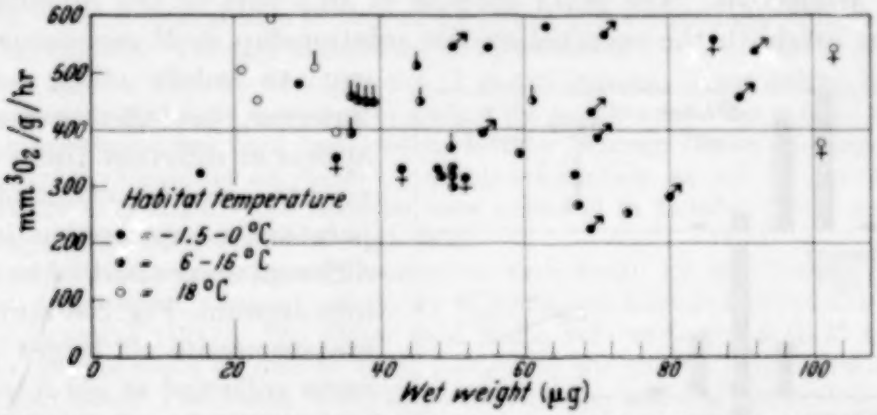


Fig. 3. The oxygen consumption of *E. communis* collected at different times of year. Circles with dashes indicate animals that were kept for one to several days before measurement at about half the habitat temperature. The other specimens were measured right after collecting or after having been kept at the habitat temperature for one to several days. Each circle represents the oxygen consumption of one specimen. All measurements at 20° C

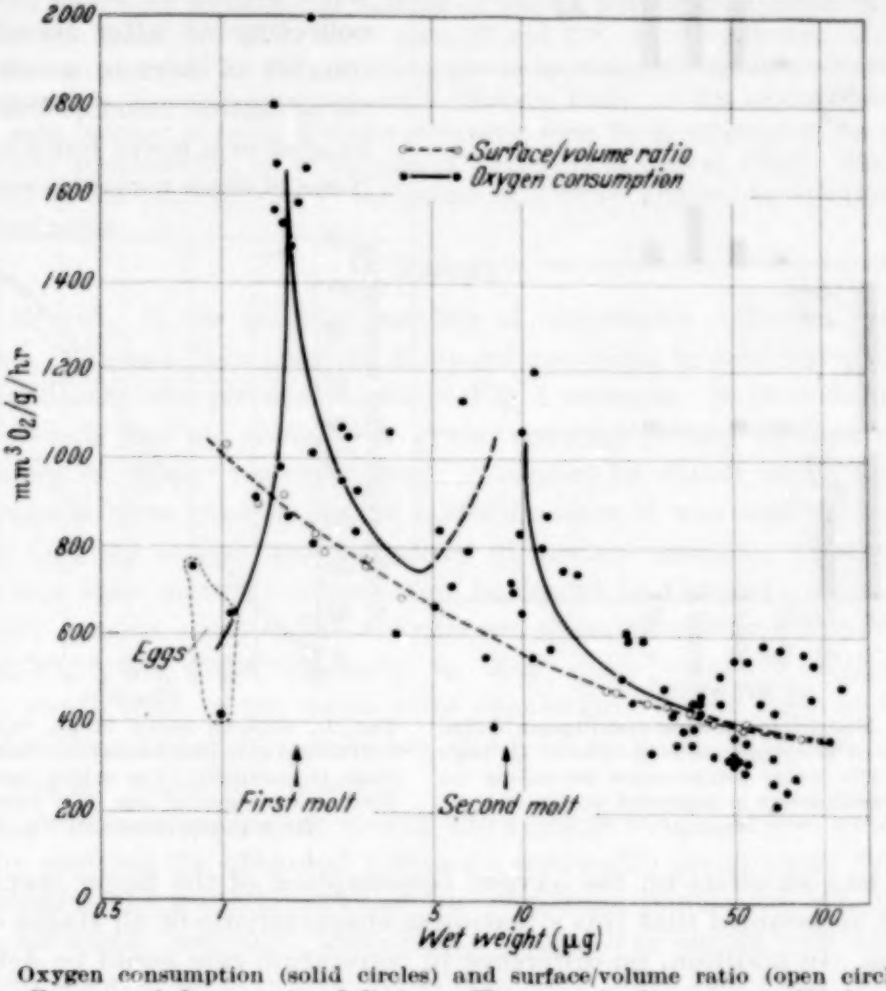


Fig. 4. Oxygen consumption (solid circles) and surface/volume ratio (open circles) of *E. communis* from egg to adult stage. The regression lines are eye-fitted

relationship exists between the oxygen consumption and the size of the animals as expressed by the wet weight. The (fertilized and uncleaved) eggs have a fairly low value of consumption. Right after hatching the metabolism increases sharply to a value three times that of the eggs. Then it drops quickly, but in animals weighing between 6 and 10 μg the distribution of the points forces one to assume another rise in respiration rate, followed by another sudden drop and subsequent leveling of the curve. As will be discussed later, these changes in respiration rate are probably correlated with the processes of molting occurring in this species. The polyphasic metabolism-weight relationship may be contrasted with the simple surface/volume relationship of the animals (Fig. 4, open circles) as based on actual measurements of surface and volume of randomly selected specimens.

Discussion

E. communis spends its whole life cycle on the large seaweeds. Spawning takes place in early spring when the water temperature has risen to approximately 5° C. The fertilized eggs are deposited in batches of not more than 10 and stick to branches of the algae where they undergo cleavage. After hatching, the juveniles molt four times until they reach maturity (FILIPJEV and MICHAJLOVA 1924), but there also takes place a gradual increase in body weight and volume between the molts. Due to this continuous growth between molts, body weight is not a good basis for distinguishing the five instars of the species. In specimens from the Arctic, studied by FILIPJEV and MICHAJLOVA (1924), which reach a final size about 3.5 times that of the Woods Hole specimens, the five instars cover the following (wet) weight ranges: Instar I ÷ 1.5—4.3 μg; instar II ÷ 2.7—25.0 μg; instar III ÷ 24.0—188.0 μg; instar IV ÷ 150.0 to 250.0 μg; instar V (mature) ÷ 174—350 μg. Growth is fastest in the early stages of the life cycle. When — in Woods Hole — the individuals weigh between 2 and 10 μg, a population doubles its weight within 20 days, whereas between 30 and 70 μg doubling of weight takes nearly four months (Fig. 2). Maturity is reached sometime in fall or early winter and the cold season is spent with gonads fully developed and with the females carrying eggs in the uterus. The slow growth prevailing in a time of year when the water temperature lies between —1.5 and 0° C is only what one would expect of a species which does not possess the ability of temperature compensation (Fig. 3) and in which, therefore, low temperatures must depress all metabolic processes. On the other hand, the leveling of the growth curve in its last third can also be regarded as reflectting a simple law of growth, quite independent of any relationship between temperature and metabolism. If, for example, the growth equation $dW/dt = \eta W^m - \varkappa W^n$ (v. BERTALANFFY 1957) is solved,

assuming anabolism ($\eta_j W^m$) to vary with the 2/3 power of the weight, catabolism ($\varkappa W^n$) to vary linearly with the weight, a sigmoid curve results of the same type as found in *E. communis*.

The relationship between respiration and animal weight can be expressed by the equation $O_2/W = a\,W^{(b-1)}$ (ZEUTHEN 1953, v. BERTALANFFY 1957). Fig. 4 shows that in the present investigation the values of the exponent b vary with the size of the animals. ZEUTHEN (1953) pointed out that changes in the b-values occur during development of many animals, with the b-value being close to 1 during a middle phase of the life cycle and lower during an initial and an end phase. In this consideration the step from the fertilized eggs to the first larval stages was not included. The few investigations in which this was done show a characteristically steep increase in the respiratory rate during this first developmental phase, so in *Nassa reticulata*, *Mytilus edulis* (ZEUTHEN 1947) and in *Lymnaea stagnalis* (HORSTMANN 1958), which agrees well with the present data on *E. communis*. Such an increase in respiratory rate may be due to the activation of enzymes or other metabolically important constituents.

After the first maximum of oxygen consumption is reached, the metabolism/size relationship in *E. communis* seems to indicate further changes in the b-value and at least up to a weight of 40 μg no simple relationship of the oxygen consumption to the surface/volume ratio of the animals can be postulated. An indication as to what might lie at the root of this seemingly complicated relationship is afforded by the fact that the two peaks of the oxygen consumption coincide with the first two molts of the juveniles.

As already mentioned, body weight is not a good characteristic to delimit the five instars in this species but as far as the first two molts are concerned it is accurate enough to say that ecdysis takes place in animals weighing about 2 μg and 8—10 μg respectively. This checks with the data by FILIPJEV and MICHAJLOVA if it is kept in mind that the Arctic specimens grew to a much larger size. The last two molts take place in animals weighing from 40 to 90 μg and cannot be pinpointed with any accuracy on the basis of wet weight alone.

The irregularities in the respiratory rate/weight relationship, as well as the great variability of the oxygen consumption in specimens differing little in weight, could easily be explained if in this species changes in water content were assumed to take place in connection with the molting processes. If the relative water content of the animals were low just before molting and increased by rapid water uptake after ecdysis, the respiratory rates based on *volume* determinations would be expected to fluctuate just in the manner shown in Fig. 4.

That such changes in water content do occur in connection with molting and that they influence the determination of respiratory rates has recently been shown by EDWARDS (1958) in *Chironomus riparius*. The same phenomenon could also account for the sudden changes in the metabolism/size relationship as observed by OVERGAARD NIELSEN (1949) in *Pontonema vulgare* and by KRÜGER (1936) in *Ascaris suilla*.

In *E. communis* the separation of specimens into groups of exactly defined developmental stage, the measurement of their oxygen consumption and the subsequent determination of dry body weight or total nitrogen was not possible.

However, the large fluctuations in respiration rate despite a constant surface/volume ratio (Fig. 4) shows one thing, namely, that in this species body surface proper cannot be a limiting factor for respiratory activity. This means that for normal tensions diffusion suffices in supplying all tissues with the required oxygen. This is in agreement with the calculation by KROGH (1941) for animals measuring less than 1 mm in diameter.

Summary

The life history and metabolism of a marine nematode, *Enoplus communis* BASTIAN, was studied. The species has an annual life cycle, spawning taking place in early spring. Maturity is reached in fall and early winter, and both sexes overwinter with their gonads fully developed.

The metabolism is not temperature-compensated and there is no difference in respiration between the two sexes.

The respiration rate is fairly low in the fertilized, uncleaved eggs (about 600 mm^3 O_2/g/hr). Right after hatching, the oxygen consumption increases sharply to a value about three times that of the eggs. Then it drops quickly, but in animals weighing between 6 and 10 μg, another sudden rise occurs, followed by a second drop and subsequent leveling of the curve. The first increase in metabolic rate from egg to first juvenile stage might be due to the activation of metabolically important substances. The following changes, however, are most likely correlated with the process of molting and are probably due to changes in the percentage of dry tissue matter in animals prior to and after ecdysis.

The large fluctuations in respiration rate occuring in animals of different size, despite a constant surface/volume ratio, suggest that body surface proper does not control oxygen consumption in this species.

Literature cited

BERTALANFFY, L. v.: Quantitative laws in metabolism and growth. Quart. Rev. Biol. **32**, 217—231 (1957). — EDWARDS, R. W.: The relation of oxygen consumption to body size and to temperature in the larvae of *Chironomus riparius* MEIGEN. J. exp. Biol. **35**, 383—395 (1958). — FILIPJEV, I. N., u. E. MICHAJLOVA:

Zahl der Entwicklungsstadien bei *Enoplus communis* Bastian. Zool. Anz. **59**, 212—219 (1924). — Holter, H., and K. Linderstrøm-Lang: On the Cartesian Diver. C. R. Lab. Carlsberg, Sér. chim. **24**, 333—478 (1943). — Horstmann, H. J.: Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen von *Lymnaea stagnalis* L. Z. vergl. Physiol. **41**, 390—404 (1958). — Krogh, A.: The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia: University Pennsylvania Press 1941, 172 p. — Krüger, F.: Untersuchungen zur Kenntnis des aeroben und anaeroben Stoffwechsels des Schweinespulwurmes *(Ascaris suilla)*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **57**, 1—56 (1936). — Overgaard Nielsen, C.: Studies on the soil microfauna. II. Natura Jutlandica **2**, 1—131 (1949). — Scholander, P. F., C. L. Claff, J. R. Andrews and D. F. Wallach: Microvolumetric respirometry. Methods for measuring O_2 consumption and CO_2 production by cells and enzymic reactions. J. gen. Physiol. **35**, 375—395 (1952). — Smidt, E.: Animal production in the Danish Waddensea. Medd. Komm. Danmark. Fisk. Havunders, Ser. Fisk. **11 6**, 1—151 (1951). — Wieser, W.: Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. Limnol. Oceanogr. (1960 in press). — Zeuthen, E.: Body size and metabolic rate in the animal kingdom, with special regard to the marine micro-fauna. C. R. Lab. Carlsberg, Sér. chim. **26**, 17—161 (1947). — Oxygen uptake as related to body size in organisms. Quart. Rev. Biol. **28**, 1—12 (1953).

Dr. Wolfgang Wieser, Wien I (Österreich),
II. Zoologisches Institut der Universität, Dr. Karl Lueger-Ring 1

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 37—47 (1960)

Aus dem Zoologisch-Vergleichend-Anatomischen Institut der Universität Fribourg (Schweiz) (Direktor: Prof. Dr. J. KÄLIN)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN FARBENSINN JUNGER ALLIGATOREN

Von

ELVIRA NICKEL

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 25. November 1959)

Farbdressuren

Untersuchungen über den Farbensinn von Reptilien wurden bereits an einigen Vertretern dieser Klasse durchgeführt, wie an Schildkröten (R. J. WOJTUSIAK 1933, R. GRANIT 1941, W. BARTKOWIAK 1949, J. V. QUARANTA 1952), Eidechsen (C. HESS 1910, C. SCHLIEPER 1927, H. WAGNER 1932) und Schlangen (R. GRANIT 1943).

In der vorliegenden Arbeit wurden 2 Alligatoren *Caiman latirostris* (DAUDIN) und *Caiman crocodilus* (L.) auf ihre Farbentüchtigkeit geprüft. Da die Alligatoren zu den Dämmerungstieren gehören, war es durchaus fraglich, ob ihnen ein Farbensinn zukommt.

Material und Methode

Die Tiere stammten aus Venezuela und waren etwa 10 Monate alt, als sie in meinen Besitz gelangten. Ihre Länge betrug 47 cm *(C. latirostris)* und 36 cm *(C. crocodilus)*. Sie wurden beide zusammen in einem Aquarium mit den Maßen $155 \times 60 \times 65$ cm untergebracht. Der Boden war mit einer etwa 6 cm dicken Quarzkiesschicht bedeckt, der Wasserstand betrug 8—10 cm, die Temperatur 30—32° C. Bei dieser relativ hohen Temperatur waren die Tiere sehr aktiv und zeigten eine große Freßlust, was für die Durchführung der Versuche von großem Vorteil war.

Im Hinblick auf die Versuche, die in der Hauptaktivitätsperiode der Tiere durchgeführt werden sollten, fütterte ich die Alligatoren täglich am späten Nachmittag mit Stückchen von Frischfisch, Rinderherz bzw. -leber. Die Nahrung wurde zunächst an einer Pinzette, später jedoch sofort am Dressurbrett ohne Signale geboten. Nach einigen Wochen Eingewöhnungszeit begann ich Mitte Oktober mit der Dressur. Um jede Ablenkung der Alligatoren während der Versuche zu vermeiden, waren die Wände des Aquariums mit weißgestrichenen Hartfaserplatten von außen abgeschirmt. Ferner erhielt das Aquarium eine Trennwand aus engem Maschendraht, in deren Mitte sich eine 16×13 cm große Klapptür befand. Die Tür konnte nach oben durch einen Perlonfaden geöffnet werden (Abb. 1).

Für die Dressuren verwendete ich die Ostwaldschen Pigmentpapiere 1 (gelb), 7 (rot), 13 (blau) und 19 (grün) der Schattenreihe pa, also reine Farben ohne Schwarz- und Weißbeimischung. Als Grauserie benutzte ich die 29stufige Baumannsche Reihe. Die Papiere wurden auf Pappscheiben von 4 cm Durchmesser aufgeklebt, mit Cellolux überzogen und an einem weißlackierten Holzbrettchen befestigt. Der

Celloluxüberzug schaltete eventuelle sekundäre Lösungsschlüssel wie unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit der Papiere oder olfaktorische Reize aus. Die Mittelpunkte der Scheiben lagen 12 cm auseinander, ihr Abstand von der Wasseroberfläche betrug 4 cm. Im Mittelpunkt der Scheiben war der Köder an einem dünnen Draht aufgespießt. Das Verhalten der Tiere während des Versuchs beobachtete ich in einem Spiegel, um eine eventuell unbewußte optische Beeinflussung auszuschließen.

Als Methode diente die straffreie, simultane Zweifachwahl. Die Dressur, während der die Tiere isoliert waren, wurde stets zur gleichen Zeit in den Abendstunden durchgeführt. In Vorversuchen schwammen die Tiere 10—20mal täglich an, später steigerte ich die Zahl der Versuche auf 40—60 pro Tag. Das Dressurbrett war an einer Schmalseite des Aquariums befestigt und mit einer 75-Watt-Tageslichtlampe (Alpina-Birne) beleuchtet. Die Beleuchtungsstärke betrug am Wahlort

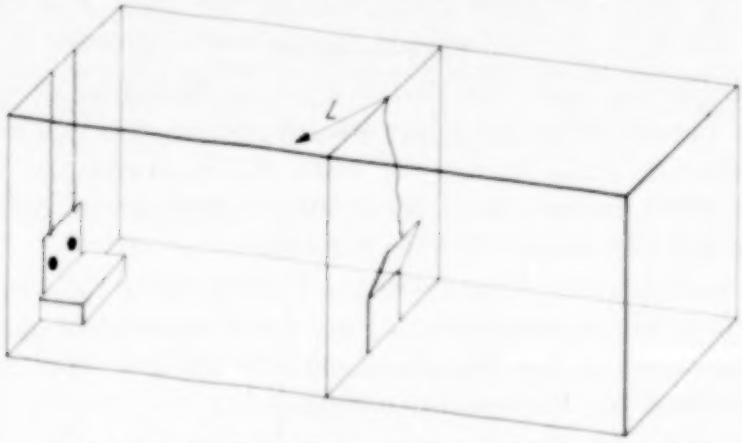


Abb. 1. Schematische Darstellung des Dressurbeckens. *L* Lichtquelle

150 Lux, so daß also ein reines Zapfensehen ermöglicht war (H. TRENDELENBURG 1943). Um ein Anschwimmen von der Mitte her und aus gleicher Entfernung zu erreichen, mußte das Tier (s. Abb. 3) nach jeder Wahl hinter die Trennwand zurückschwimmen. Zur Dressur beköderte ich das Positivzeichen mit Fleisch, das Negativzeichen mit einem Stückchen Wachs von gleicher Farbe und Größe. Das Farbsignal blieb konstant, während das Grau sukzessive durch alle Stufen der Baumannschen Reihe ersetzt wurde. Während des Tests waren stets beide Scheiben mit Fleischstückchen beködert. Es wurde jede Farbscheibe mit jeder Graustufe 20mal nach unregelmäßigem, vorbestimmtem Seitenwechsel geboten. Eine Aufgabe galt als richtig, wenn von den je 20 Versuchen mindestens 85% Positivwahlen vorlagen (S. KOLLER 1953).

Der Lernprozeß und das Verhalten während der Versuche waren bei beiden Tieren sehr unterschiedlich. *C. crocodilus* schwamm sofort das Dressurbrett an und lernte nach wenigen Versuchen die Aufgabe. *C. latirostris* dagegen zeigte zunächst eine große Scheu vor dem Wahlbrett, die es nur durch häufiges „Zuschauen" bei dem anderen Versuchstier und durch gemeinsames Anschwimmen mit diesem überwand. Anfangs mußte es dann noch durch Fleischstückchen und Zurufen angelockt werden, später war es jedoch bei weitem stetiger und sicherer in der Wahl als *C. crocodilus*.

Im allgemeinen zeigten die Tiere folgende Reaktionen:

1. Sofortiges direktes Anschwimmen zum Positivzeichen bei völliger Sicherheit in der Wahl.

2. Zögerndes Anschwimmen mit kürzeren Unterbrechungen zwischen Tür und Wahlbrett.

3. Zögerndes Anschwimmen mit Unterbrechungen, manchmal minutenlanges Fixieren des Negativzeichens vor dem Wahlbrett, dann plötzliches Abwenden und Schnappen am Positivsignal.

4. Bei großen Konfliktsituationen Ausstoßen des mit dem Zwerchfell erzeugten Quaklautes vor dem Wahlbrett.

5. Unterlassen der Wahl bzw. überhaupt kein Anschwimmen, Verkriechen unter dem Stein, der den Tieren nachts als Ruheplatz diente.

Die unter 2—5 beschriebenen Reaktionen traten bei schweren Aufgaben auf, d. h. wenn die Graustufen in ihrem Helligkeitswert der gleichzeitig gebotenen Farbe ähnlich bzw. gleich waren.

Versuchsergebnisse

1. Spontanwahlen. Um festzustellen, ob die jungen Alligatoren eine Farbe spontan bevorzugen, wurden ihnen die Ostwaldschen Farben Rot, Blau, Gelb und Grün (Durchmesser der Scheiben 3 cm, Abstand der Mittelpunkte voneinander je 6 cm) gleichzeitig 20 mal in abwechselnder Reihenfolge nebeneinander am Dressurbrett geboten. Die Scheiben waren alle mit gleich großen Fleischstücken beködert. Das Ergebnis war für beide Tiere unterschiedlich. *C. crocodilus* bevorzugte eindeutig Gelb, während *C. latirostris* mit gleicher Häufigkeit Rot und Grün wählte (obenstehende Zusammenstellung).

Tabelle 1

	Rot	Blau	Grün	Gelb	
Anzahl der Wahlen	8	3	8	1	*C. lat.*
	1	1	5	13	*C. croc.*

Es ist durchaus möglich, daß sich die Tiere hier von dem unterschiedlichen Helligkeitswert der Farben leiten ließen.

2. Unterscheidung der Graustufen voneinander. Zunächst wurde überprüft, ob die Abstufungen der Graureihe ausreichend waren, um das Unterscheidungsvermögen der Tiere von Grauserie und Farbe auf die qualitative Verschiedenheit und nicht auf Helligkeitsunterschiede zurückzuführen. Ich dressierte *C. latirostris* auf Weiß (positiv) gegen Grau 15 (negativ) der Baumannschen Reihe und ersetzte das Weiß sukzessive durch alle Graustufen. Die Stufen 1—10 wurden je 10mal geboten und 100% richtig gewählt. Bei Grau 11 sanken die Positivwahlen auf 60% ab, konnten jedoch durch erneute Dressur auf 97% gesteigert werden. Bei den Nachbarstufen 12, 13 und 17—20 fielen die Positivprozentsätze noch weiter ab (Abb. 2). Auch durch eine längere Dressur in diesem Verwechslungsbereich konnten keine besseren Ergebnisse erzielt werden. Die Stufen im kritischen Bereich wurden je 30mal geboten. Erst die Wahlen bei Stufe 21 lagen außerhalb des Zufallsbereichs.

Das Verhalten des Tieres in der Wahlsituation war sehr unterschiedlich. In dem Graubereich von 1—6 schwamm es direkt auf das Positiv

zu, bei den Stufen 6—8 näherte es sich nur zögernd dem Wahlbrett, bei 9, 10 und im kritischen Bereich zeigte es die unter 2—4 (S. 38 u. 39) beschriebenen Reaktionen, und bei den direkten Nachbarstufen 14 und 16 verbarg es sich unter dem Stein.

Das Tier konnte also 3 bzw. 5 Nachbarstufen von Grau 15 nicht unterscheiden. Damit erwies sich die Baumannsche 29stufige Graureihe als ausreichend für die geplanten Versuche.

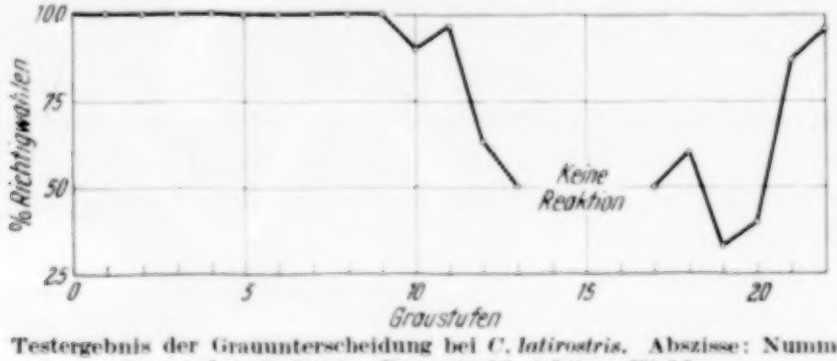


Abb. 2. Testergebnis der Grauunterscheidung bei *C. latirostris*. Abszisse: Nummern der Graustufen, Ordinate: Prozentzahl richtiger Wahlen

3. Unterscheidung von Farben und Graustufen. Die Dressuren und Tests auf die verschiedenen Farben zeigten fast alle gleichen Verlauf. Ich dressierte im Sinne der spontanen Wahltendenz, d. h., die Scheibe mit dem größeren Helligkeitswert war jeweils das Positivzeichen. Die Tiere lernten also in der Dressur folgende Merkmalspaare zu unterscheiden:

1. Gelb (positiv) — Schwarz (negativ)
2. Blau (negativ) — Weiß (positiv)
3. Rot (negativ) — Weiß (positiv)
4. Grün (negativ) — Weiß (positiv)

Bei Aufgabe 1 diente die Farbe als Lock-, bei 2—4 als Warnsignal.

Ich begann mit der Dressur auf die Scheiben Gelb—Schwarz. Die Tiere schnappten, nachdem sie das Positiv gewählt hatten, anfangs auch nach dem Wachs am Negativ. Das Wachs stellte jedoch einen so starken Strafreiz dar (Festkleben an den Zähnen), daß sie nach 3 Dressurtagen das Negativ völlig mieden. Anschließend wurde sofort mit dem Test begonnen. Nach dem Gelb-Schwarz-Test mußte *C. crocodilus* von weiteren Versuchen ausgeschlossen werden. Er zeigte eine große Unruhe und Unaufmerksamkeit während der Versuche und schwamm völlig wahllos die Signale am Dressurbrett an. Auch nach längerer Unterbrechung der Versuche gelang es nicht, eine weitere Dressur mit diesem Tier aufzubauen. Bei *C. latirostris* verlief die Umstellung auf die folgenden Merkmalspaare rascher. Schon am 1., spätestens jedoch am 2. Dressurtag waren 100% Richtigwahlen erreicht. Bei allen Wahlen orientierten sich die Tiere nach dem Negativ (Abb. 3—5), das für sie eine ab-

stoßende Wirkung hatte. Sie hatten also die Assoziation dunklere Scheibe—Warnsignal gebildet (wie unten beschrieben, erfolgte die Orientierung primär nach den unterschiedlichen Helligkeitswerten von Farbe und Graustufe). Ein Absinken der Positivprozentsätze war manchmal durch das Einwirken äußerer Faktoren wie Geräusche oder durch Wahlunlust und Unaufmerksamkeit der Tiere gegeben. Deshalb wiederholte ich einen Test mit den unsicheren Graustufen stets am folgenden Tage. Die kritischen Stufen wurden dann häufig fehlerlos unterschieden. Die Richtigwahlen lagen für alle Graustufen bei 85—100% (s. Tabelle 2).

Tabelle 2. *Positivprozentsätze der Farb-Grautests*

Graustufe	Gelb		Blau	Rot	Grün	Graustufe	Gelb		Blau	Rot
	C. latirostris	*C. crocodilus*	*C. latirostris*	*C. latirostris*	*C. latirostris*		*C. latirostris*	*C. crocodilus*	*C. latirostris*	*C. latirostris*
1	20	0	100	100	100	16	100	100	100	90
2	90	20	100	95	100	17	100	100	95	100
3	100	90	100	100	100	18	100	100	95	100
4	100	90	100	90	100	19	100	80	90	90
5	100	100	100	100	100	20	100	90	95	95
6	100	100	100	95	100	21	100	100	85	95
7	100	100	100	95	90	22	100	100	90	100
8	100	90	90	95	100	23	100	100	90	100
9	100	100	100	95	95	24	100	100	100	90
10	100	100	100	100	95	25	100	100	95	100
11	100	85	100	95	100	26	100	100	100	95
12	100	90	100	95	80	27	100	100	100	95
13	100	90	100	100	85	28	100	100	100	90
14	100	90	100	95	80	29	100	100	95	90
15	100	90	100	95						

Bei jedem Test kamen die Tiere in einen Verwechslungsbereich hinein, in dem die Helligkeitswerte von Farbe und Graustufe ähnlich waren. Dieser Bereich lag für die einzelnen Farben bei verschiedenen Graustufen.

Verwechslungsstufen für die einzelnen Farben:

Gelb	6, 7, 8	C. lat. und C. croc.
Blau	14, 15	C. lat.
Rot	18, 19, 20	C. lat.
Grün	12, 13, 14	C. lat.

Die Tiere richteten sich also primär nach dem Helligkeitswert, konnten jedoch durch erneut einsetzende Dressuren sowie durch Einschieben von Zehnerserien gut unterschiedener Merkmalspaare langsam auf die Farbqualität hingelenkt werden, so daß auch bei den kritischen Graustufen schließlich die Positivwahlen außerhalb des Zufallsbereiches lagen (vergl. die Dressuren bei Katzen von G. Dücker 1957). Im Test Gelb—Grau 1 und 2 wählten die Tiere eindeutig die hellen Graustufen. Da sich Grau 1 und 2 nicht von dem weißen Untergrund des Dressurbrettes abhoben, bevorzugten die Tiere die Seite „ohne" Signal.

Nach diesen Untersuchungen lassen sich die Alligatoren (*C. latirostris* auf Gelb, Blau, Rot, Grün; *C. crocodilus* mindestens auf Gelb) auf Farben dressieren. Die Unterscheidung von den Graustufen erfolgt nicht nach den unbunten Helligkeitswerten, sondern auf Grund des bunten Farbcharakters der Farben.

Das Verhalten der Tiere während der Wahl in den kritischen Unterscheidungsbereichen war durch eine große Unsicherheit, die häufig zu Konflikthandlungen führte, gekennzeichnet. Die starke Erregung der Tiere äußerte sich häufig in Übersprungshandlungen wie Ausstoßen des

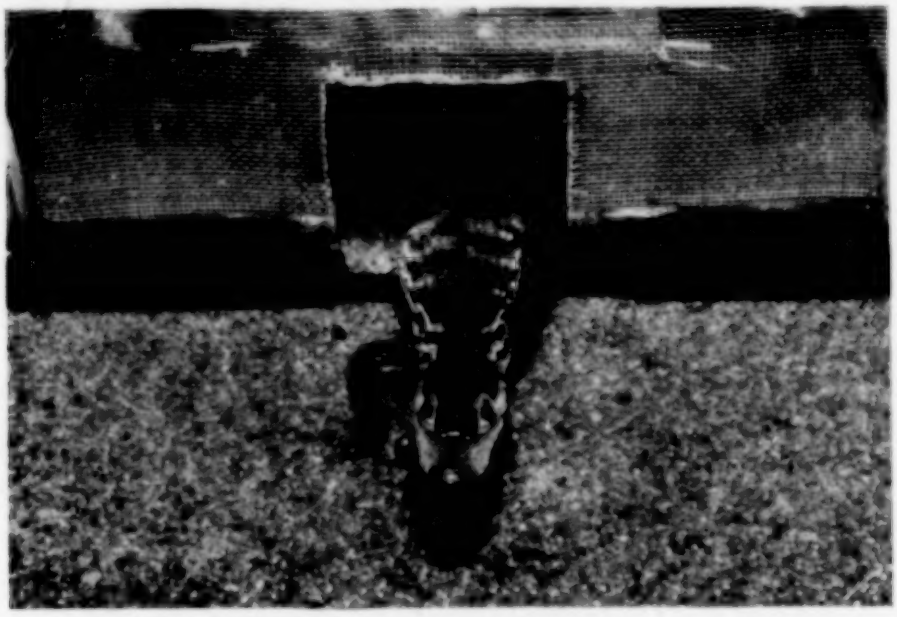


Abb. 3. Anschwimmen des Versuchstieres durch die Tür in der Trennwand

Zwerchfellautes und Kratzen mit der hinteren Extremität. Die Tiere schwammen nur sehr zögernd an und blieben oft 5—6 min vor dem Wahlbrett sitzen, indem sie bald das Positiv, bald das Negativ fixierten. Oft verharrten sie in sehr kurzem Abstand (Schnauze — Fleischköder 1,5 bis 2 cm) vor dem Negativ, ohne jedoch danach zu schnappen. Dann wendeten sie sich plötzlich dem Positiv zu, ein Beweis dafür, daß sie sich wirklich nach den optischen Signalen orientierten und sich nicht durch olfaktorische Reize leiten ließen. Starke Konfliktsituationen führten zu Experimentierneurosen, die sich durch völlige Starre und durch Verkriechen der Tiere unter den in der Ecke des Aquariums liegenden Stein äußerten. Diese Starre konnte nur durch Unterbrechen der Versuche für 1—2 Tage und durch Bieten von gut unterschiedenen Farb-Graukombinationen gelöst werden. In dieser Phase zeigten die Tiere eine große Schreckhaftigkeit. Schon bei geringen akustischen Störungen verbargen sie sich unter dem Stein.

Während des Tests Grün—Grau stellte sich bei *C. latirostris* nach den kritischen Stufen 12, 13 und 14 eine so starke Experimentierneurose ein, daß das Tier überhaupt nicht mehr anschwamm. Eine Dressur in

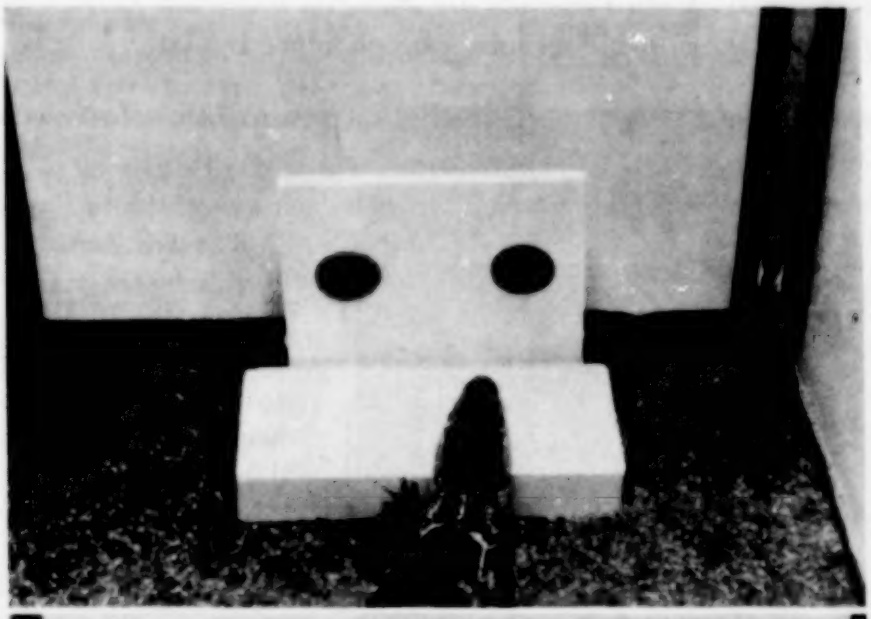


Abb. 4

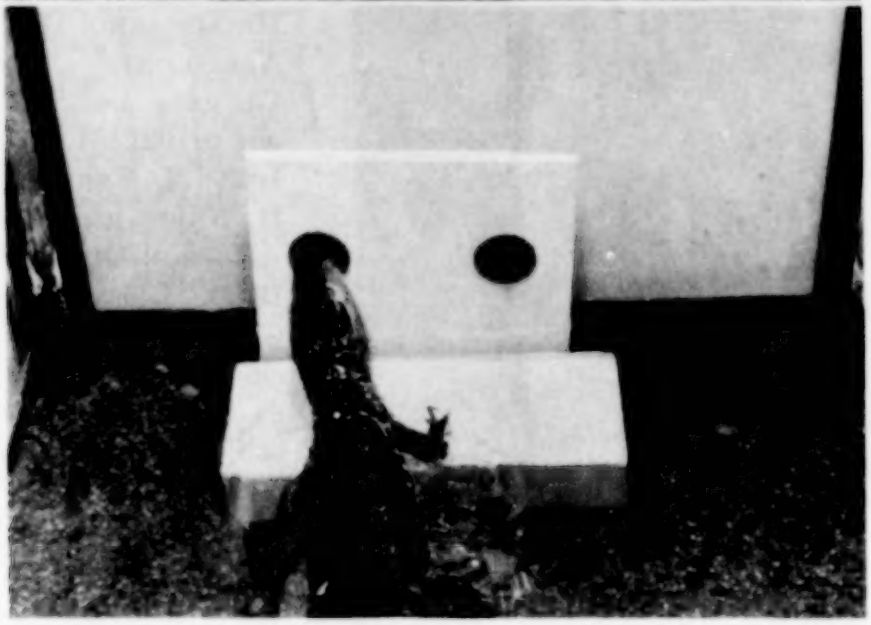


Abb. 5

Abb. 4. Orientierung des Versuchstieres nach dem Negativ während des Blau-Grautestes
Abb. 5. Abwenden vom Negativ und Wahl des Positivs

diesem Verwechslungsbereich war auch nach 14tägiger Unterbrechung der Versuche nicht möglich. Der Test mußte leider an dieser Stelle abgebrochen werden. Da sich jedoch das Tier genau so verhielt wie in den Verwechslungsbereichen der vorangegangenen Farben und die Positivprozentsätze bei 80—85% lagen, darf man wohl schließen, daß die Grau-

stufen 12, 13 und 14 dem Helligkeitswert der Farbe Grün entsprechen und daß bei *C. latirostris* eine schwache Orientierung nach dem Farbcharakter vorlag.

Aus dem unsicheren Verhalten der Tiere im kritischen Bereich läßt sich schließen, daß ihr Farbensinn nur schwach entwickelt ist.

Histologische Untersuchung der Retina von *Caiman latirostris*

In Ergänzung zu den Farbdressuren wurde die Retina eines *Caiman latirostris* histologisch untersucht. Der schwach ausgebildete Farbensinn ließ vermuten, daß die Farbrezeptoren in wesentlich geringerer Anzahl vorhanden sind als die Rezeptoren für Hell-Dunkelsehen. In der Literatur liegen einige Studien über den Bau der Retina von Crocodiliden vor (K. C. HOFFMANN 1876/77; C. HEINEMANN 1877; K. ABELSDORFF 1898; H. LAURENS und S. R. DETWILER 1921; H. KAHMANN 1933; M. VERRIER 1933; H. KAHMANN 1934; A. ROCHON-DUVIGNEAUD 1943). Übereinstimmend wird von allen Autoren eine stäbchenreiche Retina beschrieben. Die Anzahl der Zapfen ist in den mittleren Partien der Retina gering und vermindert sich noch stärker zur Ora serrata hin.

Abb. 6. Meridionalschnitt durch die mittlere Partie der Retina von *Caiman latirostris*. Vergrößerung etwa 360fach. *a* Chorioides, *b* Pigmentepithel, *c* Stäbchen- und Zapfenaußenglieder, *d* Ellipsoide, *e* Stäbchen- und Zapfeninnenglieder, *f* Membrana limitans externa, *g* äußere Körnerschicht, *h* äußere retikuläre Schicht, *i* innere Körnerschicht, *k* innere retikuläre Schicht, *l* Ganglienzellschicht, *m* Fasern des Nervus opticus, *n* Membrana limitans interna

Material und Methode. Das zur Untersuchung verwendete Tier war etwa 6 Monate alt und, wie die spätere Sektion ergab, an einer Salmonellose erkrankt. Die Augen wurden aus dem chloroformierten Tier exstirpiert, sofort in das Fixierungsgemisch nach BOUIN gebracht und anschließend durch die aufsteigende Alkoholreihe geführt. Im 80%igen Alkohol entfernte ich Cornea, Iris und Linse. Die Bulbi bettete ich über Methylbenzoat, Benzol, Benzol-Paraffin in Paraffin

vom Schmelzpunkt 64° C ein. Im Paraffin halbierte ich die Bulbi median, dann fertigte ich Horizontal- und Meridionalschnitte an. Die Schnittdicke betrug durchweg 5 μ. Die Weiterbehandlung der Schnitte bis zur Färbung erfolgte nach dem üblichen Verfahren. Nach dem Beizen in Eisenalaun wurden sie mit Hämatoxilin nach HEIDENHAIN gefärbt, differenziert und mit Eosin gegengefärbt. Die Stäbchen- und Zapfenaußenglieder waren rot, die Innenglieder schwach rosa, die äußere und innere Körnerschicht sowie die Ganglien dunkelblau, die Plasmastrukturen und der Nerv rosarot. Die Untersuchung der Schnitte wurde mit dem Ortholux (Leitz-Wetzlar) vorgenommen. Als Objektive dienten die Ölimmersion C Pl 100:1, 1,32 und das Objektiv C Pl 40:1, 0,65, als Okulare p 8 und p 10. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenspiegels am Panphot hergestellt. Die photographischen Aufnahmen fertigte ich unter Vorschaltung einer Filterkombination aus Interferenz-, Grün- und Blaufilter mit der Leica auf KB 14-Film an.

Abb. 7. Rezeptorenschicht bei etwa 900facher Vergrößerung. Die Plättchenstruktur der Außenglieder ist deutlich zu erkennen. *P* Pigmentkörner, *S* Stäbchen, *Z* Zapfen

Ergebnisse. Die Rezeptorenschicht läßt 2 morphologisch deutlich unterscheidbare Sehelemente erkennen (Abb. 6 und 7). Die Anzahl der Stäbchen überwiegt bei weitem in allen Partien der Retina. Nach der Ora serrata hin verschiebt sich das Verhältnis der beiden Sehelemente weiterhin zugunsten der Stäbchen. Die Stäbchen zeigen eine Teilung in ein zylinderförmiges Innen- und Außenglied, die durch ein stärker angefärbtes Ellipsoid voneinander getrennt sind. Die Außenglieder lassen die von F. S. SJÖSTRAND (1949) und die von K. HERTER und J. KLAUNIG (1956) am Wirbeltierauge nachgewiesene Plättchenstruktur erkennen. Im Innenglied zur Membrana limitans externa hin liegt ein dunkel gefärbtes, konkavkonvexes Körperchen (Abb. 8a). Die Zapfen heben sich durch ihre Gestalt deutlich von den Stäbchen ab. Innenglied und Ellipsoid sind bauchig, ihr Außenglied, das ebenfalls Querstreifung zeigt, ist kürzer als das der Stäbchen und läuft konisch zu (Abb. 8b).

Die äußere Körnerschicht besteht nur aus einer Lage von Stäbchen- und Zapfenkernen, die sich in ihrer inneren Struktur nicht unterscheiden.

Sie liegen unmittelbar unter der Membrana limitans externa, die als teilweise unterbrochene Linie auf allen Schnitten zu sehen ist. Die Pigmentkörner sind zwischen die Außenglieder bis zur Ellipsoidschicht gewandert, da die Fixation am belichteten Auge vorgenommen wurde. An die sehr schmale äußere retikuläre Schicht schließt sich die innere Körnerschicht an. Sie ist etwa aus 7—9 Lagen von Kernen aufgebaut. Die Kerne der verschiedenen Zellelemente (Horizontalzellen, Bipolaren und Amakrinen) zeigen im Lichtmikroskop keinen strukturellen Unterschied und können daher nicht identifiziert werden. Nur die Kerne der Müllerschen Stützfasern treten durch ihre dunklere Färbung und ihre langgestreckte Form hervor. Die innere retikuläre Schicht besteht aus einem netzartig verwobenen Fasergeflecht. Sie wird in ihrer ganzen Breite, die etwa das 9—10fache der äußeren retikulären Schicht beträgt, von den Müllerschen Stützfasern durchzogen. Die Ganglienzellschicht wird von großen, runden Kernen gebildet. Eine Fovea centralis konnte nicht nachgewiesen werden.

Abb. 8. a Stäbchen; b Zapfen. *1* Außenglied, *2* Ellipsoid, *3* Innenglied, *4* Membrana limitans externa, *5* Kern (schematische Zeichnung)

Die histologischen Befunde lassen ebenso wie die Farbdressuren auf einen schwach entwickelten Farbensinn schließen, was mit der Lebensweise der Tiere in der Dämmerung gut übereinstimmt.

Zusammenfassung

1. Es wurden 2 junge Alligatoren *Caiman latirostris* und *Caiman crocodilus* nach der straffreien simultanen Zweifachwahl auf Farben (Ostwaldsche Pigmentpapiere) dressiert.

2. Die Retina eines *Caiman latirostris* wurde histologisch untersucht.

3. Der Verlauf der Dressuren sowie die histologischen Befunde ergeben, daß der Farbensinn nur schwach entwickelt ist.

Literatur

ABELSDORFF, K.: Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile. Arch. Anat. Physiol. 155—167 (1898). — BARTKOWIAK, W.: The ability of tortoise to discriminate color saturations. Bull. int. Acad. pol. Sci. Lettres 21—58 (1949). — DÜCKER, G.: Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. Zool. Beitr. **3**, 25—99 (1957). — GRANIT, R.: The „red"receptor of testudo. Acta physiol. scand. **1**, 386—388 (1941). — Red and green receptors in the retina of tropidonotus. Acta physiol. scand. **5**, 108—113 (1943). — HEINEMANN, C.: Beiträge

zur Anatomie der Retina. Arch. mikr. Anat. **14**, 409—441 (1877). — HERTER, K., u. J. R. KLAUNIG: Untersuchungen an der Retina amerikanischer Nerze (Mustela lutreola vison SCHREB.). Zool. Beitr. **2**, 127—143 (1956). — HESS, C.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch. ges. Physiol. **132**, 255—295 (1910). — HOFFMANN, K. C.: Zur Anatomie der Retina. 1. Über den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. Zool. **3**, 1—45 (1876/77). KAHMANN, H.: Zur Kenntnis der Netzhaut der Reptilien. Zool. Anz. **102**, 177—183 (1933). — Zur Biologie des Gesichtssinns bei Reptilien. Zool. Anz. **108**, 311—325 (1934). — KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, 3. erg. Aufl. Darmstadt: Dr. Dietrich Steinkopff 1953. 73 S. — LAURENS, H., and S. R. DETWILER: The structure of the retina of alligator mississippiensis and its photomechanical changes. J. exp. Zool. **32**, 207—234 (1921). — OSTWALD, W.: Die kleine Farbmeßtafel. Göttingen 1939. — QUARANTA, J. V.: An experimental study of the color vision of the giant tortoise. Zoologica **37**, 295—312 (1952). — ROCHON-DUVIGNEAUD, A.: Les yeux et la vision des vertébrés. Paris 1943. — SCHLIEPER, C.: Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. Z. vergl. Physiol. **6**, 453—472 (1927). — SJÖSTRAND, F. S.: An electron microscope study of the retinal rods of the guinea pig eye. J. cell. comp. Physiol. **33**, 383—403 (1949). — TRENDELENBURG, H.: Der Gesichtssinn. Berlin: Springer 1943. — VERRIER, M.: Recherches sur la vision des reptiles. Bull. biol. France Belg. **67**, 350—370 (1933). — WAGNER, H.: Über den Farbensinn der Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **18**, 378—392 (1932). — WOJTUSIAK, R.: Über den Farbensinn der Schildkröten. Z. vergl. Physiol. **18**, 393—436 (1933).

Dr. ELVIRA NICKEL,
Abteilung für Medizinische Elektronenmikroskopie
an der Universität Münster (Westfalen)

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 48—118 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER KINEMATIK, DYNAMIK UND ENERGETIK DES SCHWIMMENS EINHEIMISCHER DYTISCIDEN* ** ***

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR ANWENDUNG VON KURZZEITPHOTOGRAPHIE UND HOCHFREQUENZKINEMATOGRAPHIE AUF BIOLOGISCHE PROBLEME

Von

WERNER NACHTIGALL

Mit 46 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Dezember 1959)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung und Fragestellung 48
II. Methodik 49
III. Physikalische Vorbemerkungen zum Schwimmen der Wasserkäfer . . . 51
IV. Der Rumpf und seine Anpassung 52
V. Die Extremitäten und die Kinematik der Schwimmbewegungen 59
1. Die Mesopodien 59
2. Die Metapodien 70
VI. Das Schwimmen 81
1. Die Dynamik des Schwimmens 81
2. Die Energetik des Schwimmens 98
3. Das Steuern 104
VII. Vergleich verschieden großer Dytisciden 108
1. Die morphologische und biologisch-ökologische Ähnlichkeit 108
2. Die Abhängigkeit der Lokomotionsdynamik von der Körpergröße . . 110
Zusammenfassung 116
Literatur 118

I. Einleitung und Fragestellung

Über die Lokomotion von Insekten im Wasser und ihre Anpassung an das flüssige Medium gibt es in der Literatur keine exakten Angaben. Eine gründliche Untersuchung ist deshalb wünschenswert und muß folgendermaßen vor sich gehen: 1. Auswertbare Registrierung der Bewegung. 2. Hieraus beschreibende Analyse der Bewegungsformen und Klärung ihrer Beziehungen zu den morphologischen Gegebenheiten.

* Die Arbeit wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Herrn Prof. Dr. W. JACOBS zur Verfügung standen, sowie aus Mitteln der Studienstiftung des Deutschen Volkes wesentlich gefördert.

** Herrn Professor Dr. W. JACOBS danke ich sehr für die Überlassung des Themas, sein Interesse am Fortgang der Arbeit und seine stete Unterstützung. Herrn Assistenten KREUTER vom Strömungstechnischen Institut der TH München danke ich für Auskunft in hydromechanischen Fragen.

*** Dissertation der Naturwissenschaftl. Fakultät der Universität München.

3. Quantitative Analyse der Bewegung und Klärung ihrer Dynamik und Energetik. Erst die letztere ermöglicht exakte Aussagen über die Anpassung. Nach diesem Arbeitsplan versuche ich im folgenden die Lokomotion und Anpassung der Dytisciden zu klären und wähle als hauptsächliches Untersuchungsobjekt den mittelgroßen *Acilius sulcatus* L., auf den sich alle Ergebnisse beziehen, bei denen kein Artname angegeben ist. Es sollen im wesentlichen 2 Fragen beantwortet werden: 1. Wie schwimmen, tauchen und steuern die Wasserkäfer? 2. Wie ist ihr Körper, wie sind die Lokomotionsorgane, wie ist die Lokomotionsform an das flüssige Medium angepaßt?

II. Methodik

Anordnungen zur Bewegungsregistrierung

Zur Bewegungsregistrierung entwickelte ich zuerst eine spezielle hochfrequenzkinematographische Methodik für den Makrobereich. Als günstigste Zeitlupe

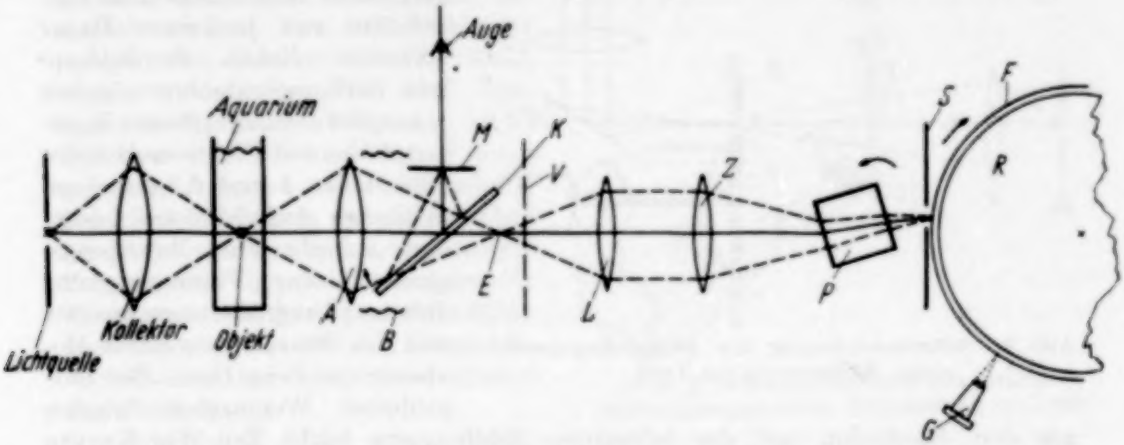


Abb. 1. Das optische System der großen Zeitlupe und sein Strahlengang. Die Einzelelemente sitzen in und zwischen den Querwänden des langgestreckten, lichtdichten Kameragehäuses, an dessen Rückseite sich der Motor, die Lagerungen für Prisma und Filmrad, sowie die Getriebe befinden. Erklärung im Text

erwies sich eine Trommelkamera mit optischem Bildausgleich durch ein Drehprisma nach WADDELL. Sie lief konstant mit 220 Bildern pro Sekunde und zeichnete 40 aneinanderschließende Bilder im Format 24×16 mm auf einen 0,7 m langen Normalfilmstreifen. Bei einer Einzelbildbelichtungszeit von 0,5mal 10^{-3} sec ergab sich eine Punktunschärfe von 5×10^{-2} mm und somit zufriedenstellende Auflösung.

Zur Aufnahme ist der Käfer dorsal an ein Gestänge fixiert, das oben an einem schmalen Aquarium sitzt und ins Wasser zu klappen ist. Er wird mit einer automatischen Nebenschlußbogenlampe über einen Spezialkollektor beleuchtet (Abb. 1); sein von der Aufnahmeoptik *A* ($f = 7-50$ mm) entworfenes Bild geht über das Balgengerät *B* und den Klappspiegel *K* auf die Mattscheibe *M* der vorgesetzten Spiegelreflex (Praktica *FX*). Während des Ablaufs des Kameraverschlusses *V* wird der Käfer in der leeren Filmebene *E* der Spiegelreflex abgebildet. Das Luftbild wird mit der Zwischenoptik *Z* über das Drehprisma *P* und die Schlitzblende *S* auf den Film *F* geworfen, der auf dem Trägerrad *R* aufgespannt ist. Die Feldlinse *L* ist so justiert, daß das Filmbild das Format gerade ausfüllt. Wenn das

Rad eine ganze Drehung vollendet hat, schließt sich der Kameraverschluß. Die Zeitmarkierung erfolgt mit der Glimmlampe *G*, die im Rhythmus der Netzfrequenz (50 Hz) kurze Linien auf den Filmrand zeichnet. Neben dieser stationären Zeitlupe, die ich zur Analyse der Bewegung fixierter Objekte gebaut habe, verwendete ich eine Pathé-Webo-M 16 mm und eine umgebaute Siemens 16 mm zum Filmen freischwimmender Käfer. Zur Beleuchtung haben sich die neuen vollverspiegelten Niedervoltlampen 8 V 50 W von Philipps (Typ 13113 C/04) sehr bewährt.

Mit einer Stroboskopeinrichtung (Blitzfolge 220 Hz) wurden Schlagabläufe gut deutbar auf ein einziges Bild aufgenommen. Bei seitlicher Anstrahlung gegen schwarzen Hintergrund ergaben die mit einem Tröpfchen in Zaponlack suspendierter Aluminiumbronze belegten Beingelenke eine Anzahl von Punktreihen, die sich auf der Vergrößerung gut ausmessen ließen (Beispiel Abb. 25). Das Licht der Bogenlampe *BL* (Abb. 2) wird über den Kollektor *K*, die Blende *B*, den Spiegel *SP* sowie die Optik *O* auf das im Schmalaquarium fixierte Objekt *OB* geführt und durch die motorgetriebene Lochscheibe *L* in Einzelblitze von je 1 msec Dauer zerhackt. Neben Stroboskop- und Zeitlupenaufnahmen gaben vorzüglich auswertbare Kurzzeitphotos mit Elektronenblitzen (Blitzdauer 1 und 0,5 msec) zusätzlichen Aufschluß bei besonders komplizierten Bewegungsphasen. Zur Filmauswertung dienten Vergrößerungsapparate und das Betrachtungsgerät Moviscop von Zeiss-Ikon. Bei mitgefilmten Wegmarken können aus den Abständen und der bekannten Bildfrequenz leicht Zeit-Weg-Kurven konstruiert werden, die nach graphischer Differentiation weitere Information über kinematische Größen, wie Geschwindigkeit und Beschleunigung liefern.

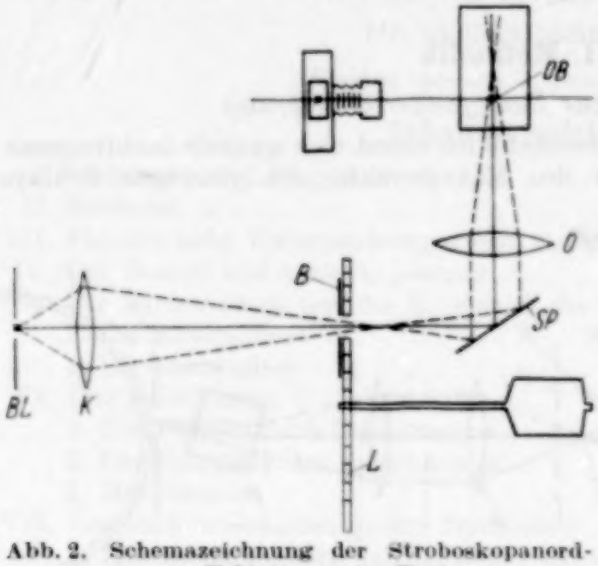


Abb. 2. Schemazeichnung der Stroboskopanordnung. Erläuterung im Text

Strömungsapparate

Zur kurvenmäßigen Darstellung dynamischer Größen, wie Kraft, Arbeit, Leistung, sind zudem Meßwerte aus Strömungsversuchen nötig. Zur Widerstandsmessung von Käferbeinen habe ich Strömungsapparate nach 3 Prinzipien gebaut: ruhender Körper im laminaren Flüssigkeitsstrom, bewegter Körper in ruhender Flüssigkeit (Messung der Widerstandskraft jeweils mit der Federwaage), sowie Auslenkung eines in die Strömung ragenden Hebelarmes mit daran befestigtem Körper. Bei dem nach dem ersten Prinzip gebauten Apparat ragt in den laminaren Flüssigkeitsstrom, der aus einer mit Gleichrichtern versehenen Düse kommt, ein Stift *ST* (Abb. 3), an dem das Käferbein — mit der Hinterseite gegen die Strömung gewendet und senkrecht auf den Stromlinien stehend — so befestigt ist, daß seine Trochanterdrehachse mit der des Stiftes zusammenfällt. In gleicher Richtung ist eine „Bremse" *B* angelötet. Oben sitzt der Stift in der justierbaren Halterung *H*, die infolge der Winkelführung *W* in der Achsenverlänge-

rung der Unruhe U_1 steht. Die Widerstandskraft des angeströmten Beines dreht die Unruhe; der Zug wird mit 2 langen Haaren über eine zweite, sehr leicht laufende Unruhe U_2 senkrecht nach oben zu einer Präzisionsfederwage T für 500 mg Maximallast geführt. Durch die Art der Beineinspannung entstehen völlig natürliche Verhältnisse; der gemessene Widerstand, den das Bein bei der Strömungsgeschwindigkeit c erzeugt, ist gleich dem Schub, den es bei der Stellung senkrecht zur Medianen erzeugt, während sein Flächenmittelpunkt mit der Geschwindigkeit c nach hinten geschlagen wird. Im Apparat wird c dabei auf physiologische Werte einreguliert, damit die Schwimmhaare nicht anomal abgebogen werden. Mit dieser Anordnung können vor allem Relativwerte über den Schubbeitrag gewisser Teile der Schlagfläche ermittelt werden. Der Ablesefehler ist $\pm 1/2$%, der Gesamtmeßfehler steigt durch wiederholtes Ein- und Ausspannen des Haltestiftes auf $\pm 2{,}5$%. Bei dem nach dem dritten Prinzip gebauten Apparat ist die Auslenkung bei kleinen Winkeln dem Widerstand direkt proportional; das ölgedämpfte Zeigersystem eignet sich besonders für Messungen, zwischen denen das Objekt verstellt werden muß: Widerstandsverhältnisse bei den verschiedenen Beinstellungen.

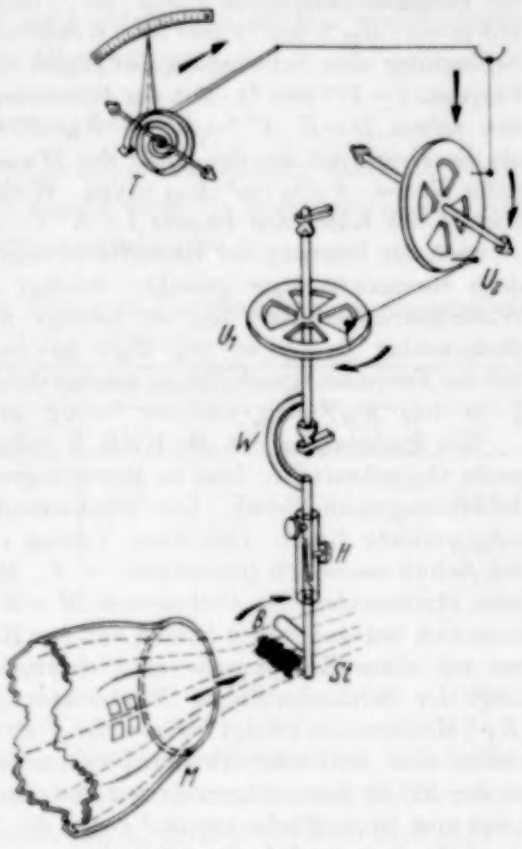


Abb. 3. Schemazeichnung des großen Strömungsapparates. Erläuterung im Text

III. Physikalische Vorbemerkungen zum Schwimmen der Wasserkäfer

Ich möchte hier die hauptsächlich vorkommenden mechanischen Begriffe anführen und benennen. Der Käfer ist horizontal geradlinig sich bewegend oder raumfest gedacht. Die Benennungen stehen im c-g-s-System.

Ein mit der Geschwindigkeit $1\,v$ ($\mathrm{cm \cdot sec^{-1}}$) durch Wasser von der Dichte ϱ ($\mathrm{g \cdot cm^{-3}}$) getaucht sich bewegender Käfer mit der Stirnfläche, d. h. breitesten Querschnittsfläche F ($\mathrm{cm^2}$) und der Oberfläche O ($\mathrm{cm^2}$) erleidet den *Druckwiderstand* $W_D = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^2$ ($\mathrm{g \cdot cm \cdot sec^{-2}} = \mathrm{dyn}$) sowie den *Reibungswiderstand* $W_R = c_f \cdot O \cdot \varrho/2 \cdot v^2$ (dyn). Der Widerstand ist proportional dem *Staudruck* $q = \varrho/2 \cdot v^2$ ($\mathrm{g \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-2}} = \mathrm{dyn \cdot cm^{-2}}$). Ein Maß für die Anpassung des Käfers ist der *Widerstandsbeiwert* c_w (dimensionslos). Der Widerstandsbeiwert ist eine Funktion der *Reynoldschen Zahl* $R_e = \nu^{-1} \cdot v \cdot l$ (dimensionslos), die eine Strömung charakterisiert und für Widerstandsvergleiche mehrminder konstant sein muß. Hierbei ist das *kinematische Zähigkeitsmaß* ν ($\mathrm{cm^2 \cdot sec^{-1}}$) der Quotient aus der Viskosität μ ($\mathrm{g \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-1}}$) und der Dichte ϱ ($\mathrm{g \cdot cm^{-3}}$) der Flüssigkeit, v ($\mathrm{cm \cdot sec^{-1}}$) ist die *Relativgeschwindigkeit* des Käfers gegen das umgebende Wasser und l (cm) irgendeine Vergleichslänge. Bei laminarer Strömung sind die *Widerstandsverhältnisse*

für bewegtem Käfer und ruhender Flüssigkeit sowie für ruhendem Käfer und bewegter Flüssigkeit gleich.

Schlägt der Käfer seine Ruderfläche mit dem mittleren Drehradius R_M (cm) mit der Bahngeschwindigkeit c (cm · sec^{-1}) nach hinten, so ist ihre *Winkelgeschwindigkeit* $\omega = c \cdot R_M^{-1}$ (sec^{-1}) und ihre *Winkelbeschleunigung* $\beta = \omega^2 \cdot R_M$ (sec^{-2}). Ist die Schlagfolge eine Schwingung, so ergibt sich für die *Schwingungszeit* T (sec) die *Frequenz* $f = T^{-1}$ (sec^{-1}). Mit der Beinruderfläche F' (cm^2) erzeugt der Käfer dabei den *Druck* $D = K \cdot F'^{-1} = m \cdot \omega^2 \cdot R_M \cdot F'^{-1}$ (dyn · cm^{-2}). Hierbei ist K definiert als die *Kraft*, mit der der Käfer der Wassermasse m (g) die Beschleunigung β erteilt: $K = m \cdot \beta = m \cdot \omega^2 \cdot R_M$ (dyn). Wirkt die Kraft K über die Zeit t (sec), so erzeugt der Käfer den *Impuls* $I = K \cdot t = m \cdot \omega^2 \cdot R_M \cdot t$ (dyn · sec = g · cm · sec^{-1}). Je nach der Führung der Ruderfläche wird der Impuls zur Steuerung in verschiedene Raumrichtungen gelenkt. Schlägt der Käfer mit der durchschnittlichen Winkelgeschwindigkeit ω_d, so beträgt der *durchschnittliche Energieverlust* pro Ruderschlag $E_d = \frac{1}{2} \cdot m \cdot (\omega_d \cdot R_M)^2$ (g · cm^2 · sec^{-2} = erg). Wenn diese Bewegung mit der Frequenz f geschieht, so beträgt dabei seine *Ruderschlagsleistung* $L_d = E_d \cdot f = \frac{1}{2} \cdot m \cdot (\omega_d \cdot R_M)^2 \cdot f$ (g · cm^2 · sec^{-3} = erg · sec^{-1}).

Ein Ruderschlag mit der Kraft K induziert im Wasser eine theoretisch gleichgroße Gegenkraft K'. Ihre in Bewegungsrichtung weisende Komponente V heißt definitionsgemäß *Schub*. Der resultierende Schub ist merklich kleiner als die aufgewendete Kraft. Den beim Vorzug resultierenden, die Bewegung hemmenden Schub nenne ich *Gegenschub*, $-V$. Mit der Ruderkraft K erzeugt der Käfer beim Ruderschlag das *Drehmoment* $M = K' \cdot R_M = m \cdot \omega^2 \cdot R_M^2$ (dyn · cm). Dieses kann sich bei einseitigem Schlag voll zur Horizontaldrehung, beim Synchronschlag nur mit einer Komponente als *Schubmoment* zur Gradausbewegung auswirken. Liegt der durchschnittliche Schubvektor in der horizontalen Schwerpunktsebene ($K_V \parallel$ Mediane), so erfolgt *horizontaler Vortrieb*. Ist er gegen sie geneigt, so resultiert zudem eine Auf- oder Abtriebskomponente. Bei gleichgerichtetem Schubvektor ist der Effekt beim Angreifen vor und hinter dem Schwerpunkt entgegengesetzt. Liegt eine Steuerfläche vertikal gegen die Anströmrichtung verdreht, so resultiert ebenfalls eine *vertikale Bewegungskomponente*, deren Richtung neben der Anstellrichtung der Fläche zur Horizontalebene wieder von der Lage vor und hinter dem Schwerpunkt abhängt. In beiden Fällen ergibt sich ein — einmal vom Käfer, einmal vom anströmenden Wasser induziertes — vertikales Drehmoment *(Tauchen)*.

Die *zum Schwimmen aufgewendete Kraft* ist gleich dem Gesamtwiderstand: $K_s = W_s = c_w \cdot F \cdot q$ (dyn). Legt der Käfer mit der Schwimmkraft K_s den Weg s (cm) zurück, so leistet der dabei die *Arbeit* $K_s \cdot s = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^2 \cdot s$ (erg). Seine *Schwimmleistung* beträgt folglich $K_s \cdot v = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^3$ (dyn · cm · sec^{-1} = erg · sec^{-1}). Die Leistung steigt also mit der dritten Potenz seiner Schwimmgeschwindigkeit. Beim Übertragen der mechanischen Formeln auf das lebende Tier muß man sich mangels exakter Bedingungen mit einer guten Annäherung zufrieden geben.

IV. Der Rumpf und seine Anpassung

Die Körpergestalt

Der Käferrumpf ist ein gut angepaßter Strömungskörper. Die größte Längs- und Hochachse fallen mit der Median- und Dorsoventralachse zusammen; die größte Querachse ist durch die Formgebung der Epipleuren und des Abdomens nach hinten verschoben und zwei Fünftel der Körperlänge vom caudalen Ende entfernt. Die gewölbte Dorsal- und Ventralfläche gehen mit sehr scharfem Knick ineinander über;

diese Knicklinie besitzt ihre größte Krümmung im Gebiet der größten Querachse. Pro- und Mesopodien können so zwischen Pro- und Mesothorax eingelenkt werden, daß sie mit der erweiterten ventralen Oberfläche abschließen; Kopf, Thorax und Abdomen bilden somit einen einheitlichen Strömungskörper ohne Vorsprünge.

Der Schwimmwiderstand

Das Maß für die strömungsmechanische Anpassung eines Körpers ist sein Widerstandsbeiwert c_w. Er ergibt sich als dimensionslose Zahl $c_w = 2 \cdot W \cdot F^{-1} \cdot \varrho^{-1} \cdot v^{-2}$ aus der Widerstandsformel.

Tabelle 1. *Die Widerstandsbeiwerte einiger Körper als Funktion der Reynoldschen Zahl* (nach PRANDTL und HÜTTE)

	Reynoldsche Zahl					
	1	10^1	10^2	10^3	10^4	10^5
Luftschiff-Form			0,1			0,04
Rotationsellipsoid Breite : Länge = 1 : 3						0,06
Rotationsellipsoid 1 : 1,8						0,08
Rotationsellipsoid 1 : 1,33						0,1—0,2
Kugel	14	2,6	0,75	0,42	0,45	0,44
Kreisscheibe	10	2,8	1,4 ←		1,10—1,12	→
Zylinder			0,85	0,68	0,74	0,75

Wie Tabelle 1 zeigt, steigen die c_w-Werte im allgemeinen mit fallender R_e an. Bei *Acilius*, der bei der schnellen Lokomotion mit R_e zwischen $5 \cdot 10^3$ und $8 \cdot 10^3$ schwimmt, wird man ein c_w größer als 0,06 und kleiner als 0,42 erwarten können. Die exakte Messung des c_w ist für spätere Berechnungen sehr wesentlich und wurde im Strömungsapparat durchgeführt.

Die Widerstandskraft des laminar angeströmten Käferrumpfes wurde mit einem schiefen Hebel auf die Präzisionsfederwaage übertragen. Zur Berechnung von c_w muß W, F, ϱ und v bekannt sein. — ϱ ist für Wasser von Zimmertemperatur angenähert 1 ($g \cdot cm^{-3}$), F ist die Stirnfläche. Zur Messung wurde der Käfer im Maßstab 1 : 1 von vorne fotografiert, das Schattenbild auf der Vergrößerung ausgeschnitten und durch exakte Wiegung mit einer mitfotografierten Maßstabsfläche verglichen. F beträgt im Durchschnitt 0,34 (cm^2). Die Geschwindigkeit v wurde mangels eines geeigneten Instruments folgendermaßen ermittelt: Ist der Querschnitt der Düsenöffnung (Meßebene) 6,15 (cm^2) und fließen in 20 sec 6680 cm^3 Wasser aus dem Strömungsapparat, so ist die Länge des sekundlich austretenden Stromzylinders $= 6680 \cdot 20^{-1} \cdot 6{,}15^{-1} = 54{,}3$ (cm) numerisch gleich der Sekundengeschwindigkeit. Der abgelesene Widerstand $W = 395$ (Millipond), d. h. $0{,}395 \times 981$ (dyn). (Durchschnitt aus 10 Messungen.) Der Quotient der Projektionen von Kraft- und Lastarm auf die Ebene senkrecht zum Ableitungsfaden betrug 1,75, hiermit der wahre Widerstand $W = 0{,}395 \cdot 981 \cdot 1{,}75^{-1} = 222$ (dyn). Daraus ergibt sich ein c_w von 0,33. Der Strömungsapparat wurde mit Hilfe einer Kugel von bekanntem c_w geeicht; die Apparatkonstante ergab sich zu 0,70. Somit ist der richtige Widerstandsbeiwert $c_w = 0{,}33 \cdot 0{,}70 = 0{,}23$, genau geltend für $R_e = 8600$.

Der c_w von 0,23 liegt gut in den oben genannten Eingrenzungen. Er ist etwa gleich dem c_w eines Tropfenkörpers vom Längen-Breitenverhältnis 1:1,3 bei $R_e = 10^4$ bis 10^5 und $0{,}44 \cdot 0{,}23^{-1} = 2$mal kleiner als c_w einer Kugel bei gleicher R_e! $c_{w\,Acilius}$ ist ferner $0{,}23 \cdot 0{,}04^{-1} = 5{,}7$mal so groß wie das c_w eines der Strömung allerbestens angepaßten Tropfenkörpers, d. h., *Acilius* erzeugt nur 5,75mal mehr Widerstand als ein stirnflächengleicher gleichschnell bewegter derartiger Körper. Andererseits ist sein c_w nur $0{,}23 \cdot 1{,}12^{-1} = {}^1/_5$ einer flächengleichen Kreisscheibe.

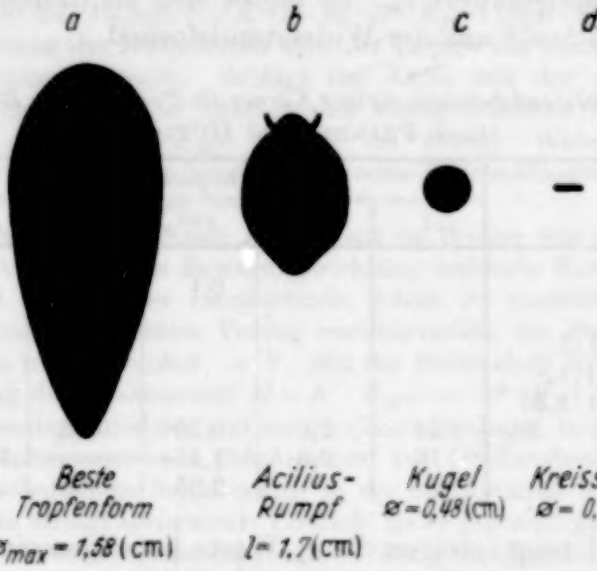


Abb. 4. Die verschiedenen, im *gleichen* Maßstab aufgetragenen Körper haben *gleichen* Widerstand. Die sehr gute Strömungsanpassung des Aciliusrumpfes wird im Vergleich deutlich

Der Käfer von 1,70 cm Länge erfährt den gleichen Schwimmwiderstand wie ein Strömungskörper von 1,58 cm Durchmesser oder wie eine Kugel vom Durchmesser

$$D = 2\sqrt{c_{w\,\text{Käfer}} \cdot F_{\text{Käfer}} \cdot c_{w\,\text{Kugel}}^{-1} \cdot \pi^{-1}} = 2\sqrt{566 \cdot 10^{-4}} = 0{,}48 \text{ (cm)},$$

oder wie eine Kreisscheibe vom Durchmesser $D = 2\sqrt{226 \cdot 15^4} = 0{,}30$ (cm) bei gleicher R_e. Die sehr gute Anpassung des Käfers sollen die maßstabgleichen Umrisse der Abb. 4 veranschaulichen.

Wie erreicht der Käfer geringstmöglichen Widerstand?

Je geringer der Schwimmwiderstand des Käfers ist, desto kleiner ist der Teil der insgesamt zur Verfügung stehenden Energie, den er zu Lokomotionszwecken ausgeben muß. Ein möglichst kleines c_w ist deshalb in gewissen Grenzen für den Käfer wesentlich; es besagt, daß die zerteilten Stromlinien unter möglichst geringer Verwirbelung wieder zusammengeführt werden. Wirbel sind die infolge ungleicher Geschwindigkeitsverteilung sich aufstauenden, ablösenden und aufrollen-

den Grenzschichten. Sie führen kinetische Energie vom Körper weg und verhindern, daß sich die Strömung hinten ebenso schließt, wie sie sich vorne geöffnet hatte. Die daraus resultierende Asymmetrie der Druckverteilung (vorne voller Staudruck, hinten nicht) erklärt das Auftreten eines Druckwiderstandes überhaupt (PRANDTL).

Die hydrodynamisch günstigste Körperform ist der allseitig gerundete, langgestreckte Tropfenkörper. Trotz kleinstem c_w ist sie als Grundform für den Käferrumpf unbrauchbar. Sie tendiert wegen des Fehlens seitlicher Steuerflächen zum Drehen um die Längsachse: die Kentersicherheit ist gering. Bei kleinen Winkelabweichungen von der Fortbewegungsrichtung in Verlängerung der Medianen (Seitensteuerung) schneidet die resultierende Gesamtwiderstandskraft die Mediane weit vor dem Schwerpunkt, unter Umständen sogar vor der Körperspitze: die Längsstabilität ist gering. Auch bei kleinen Winkelabweichungen sucht der Körper sich sofort querzustellen. Nach FUHRMANN aus HÜTTE „erreicht die senkrechte Kraftkomponente schon bei 6° Winkelabweichung die Größe des waagrechten Widerstandes bei Gradausbewegung, ohne daß der Widerstand selbst bis dahin wesentlich wächst". Schließlich ist der einzige Vorteil des Tropfenkörpers, sein extrem kleines c_w, für den Käfer nicht wesentlich, da er normalerweise nur mit einem Bruchteil der Maximalgeschwindigkeit schwimmt. Für $^1/_5$ Maximalgeschwindigkeit sinkt der Schwimmwiderstand aber bereits auf 5% des Maximalwiderstands! Aus diesen Gründen muß der Käferrumpf irgendwelche Steuerflächen besitzen, d. h. irgendwie abgeplattet sein. Aus mehreren Gründen wird auch dabei ein erstaunlich kleines c_w erzielt.

Zunächst ist das Längen-Höhen-Verhältnis des Dytiscidenrumpfes optimal zur Erreichung eines möglichst geringen Widerstandes. Auch bei Dorsoventralabplattung liegt die *größte Höhe* wie beim Tropfenkörper im *vorderen Drittel*, von da an verlaufen die Dorsal- und Ventralflächen etwa gleichgeneigt nach hinten. Strömungsfotos bei mitbewegtem Bezugssystem (Abb. 5) zeigen, daß sich die Stromlinien am caudalen Ende unter sehr mäßiger Verwirbelung wieder schließen; die mediane Körperwölbung ist hydrodynamisch günstig. Den direkten Beweis für die Zweckmäßigkeit dieser Formgebung bringt die Messung: strömt man den Käfer mit der gleichen Geschwindigkeit von hinten an, so steigt sein Widerstand zwischen 14 und 25%, durchschnittlich um 20%. Die *größte Breite* liegt dagegen im *letzten Drittel*; hier sind zudem die Elytren mit den Epipleuren zu scharfen, flügelartigen Säumen erweitert und verdünnt. Nun erfolgt der Umschlag einer laminaren Strömung in den Turbulenzbereich meist an der Stelle des Geschwindigkeitsmaximums (PRETSCH aus HÜTTE), dies herrscht aber an der breitesten Stelle des Dytiscidenrumpfes. An ihren scharfen Kanten lösen sich die entstehenden Wirbel vorwiegend ab (Abb. 6c). Die Strömung

in und außerhalb der Grenzschicht springt hier in die Turbulenz um. Sind bei einem Körper die Stellen der Wirbelablösung aber durch präformierte starke Krümmungen oder Kanten konstant, so bleibt auch

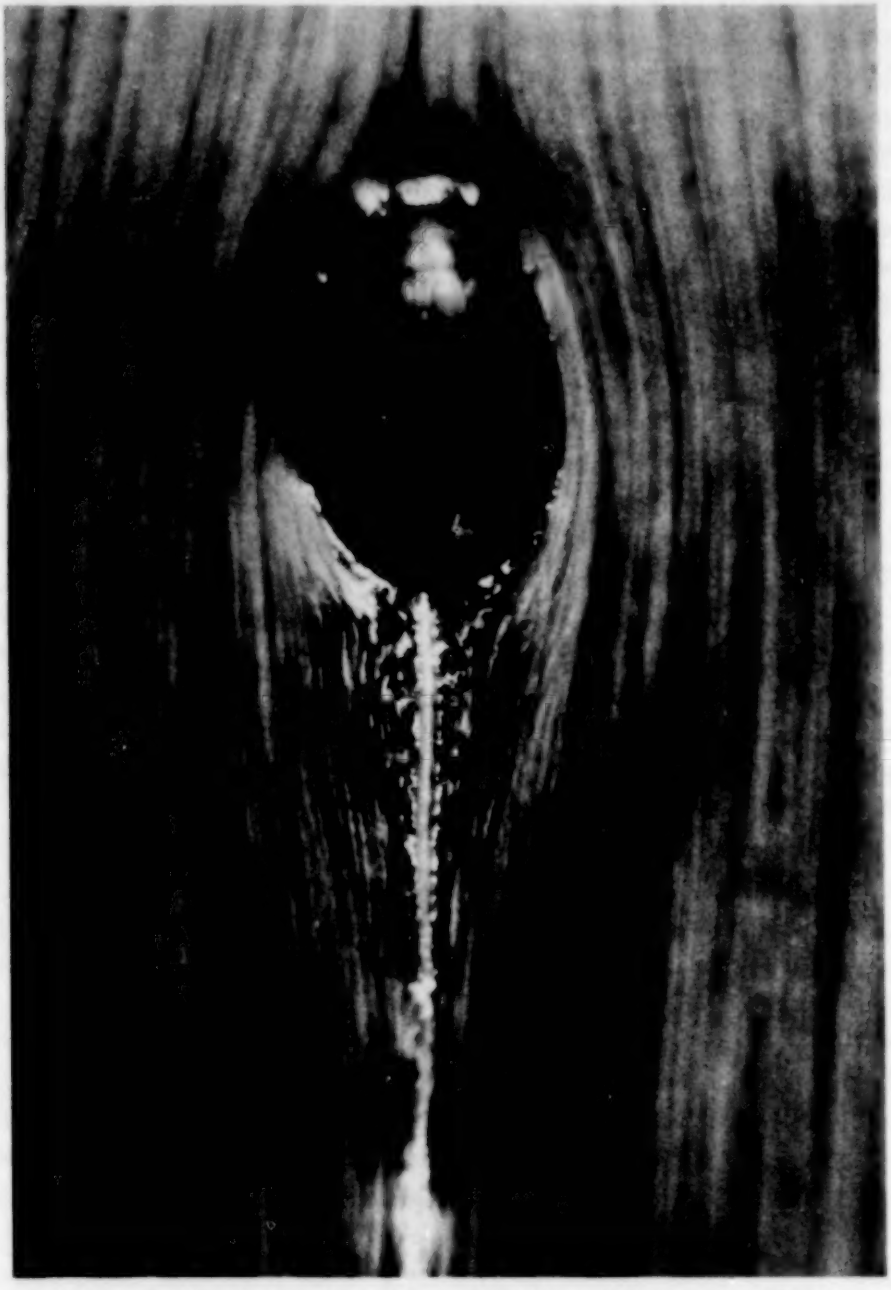


Abb. 5. *Acilius sulcatus*, Strömung um die Frontalebene. Aufgenommen bei mitbewegtem Bezugssystem bei $v = 35$ cm/sec. Die laminare Strömung springt an der breitesten Stelle in die Turbulenz um. Die Verwirbelung ist mäßig ($R_e = 6000$)

sein c_w über einen großen Geschwindigkeitsbereich nahezu konstant. Für den Käfer bedeutet das, daß infolge seiner scharfen Elytralkanten das c_w auch bei kleiner R_e nicht ansteigt. Ferner ist durch die Rück-

verschiebung der Umschlagstelle eine Verringerung des c_f möglich, ein Prinzip, nach dem schnelle Unterwasserfahrzeuge konstruiert sind, und das besonders bei den großen Dytisciden auffällt (Extrem Cybister). Bei den kleinen Reynoldschen Zahlen, mit denen die Dytisciden schwimmen, ist jedoch die damit theoretisch erreichbare Verringerung des Widerstands sehr gering. Somit wird die abdominale Rumpfverbreiterung weniger für die Herabsetzung des Widerstandes als für die Stabilisierung des Unterwasserschwimmens von Bedeutung sein. Weiterhin ist das c_w deshalb so klein, weil beim schnellen Schwimmen neben den Propodien auch die nun mehr Widerstand als Schub erzeugenden Mesopodien in die beschriebene Einschnürung eingelenkt werden. Sie schließen so gut ab, daß an der Einlenkstelle keine Wirbelbildung zu bemerken ist. Schließlich ist die scharfe halbrunde Schneide zwischen Elytren und Abdominalsterniten am Caudalende zu erwähnen. Sie hat die Aufgabe, den dorsalen Wasserstrom mit dem ventralen unter angenähert gleicher Geschwindigkeit zusammenzuführen. Gelingt ihr das nicht, so wechselt die Geschwindigkeit in der an sich labilen Trennungsfläche sprunghaft; einzelne, zufällige Ausbuchtungen verstärken sich schnell und lösen sie in eine Reihe unregelmäßiger Wirbel auf, die nach Obengesagtem den Widerstand erhöhen. Nach den bescheidenen Trennflächenverwirblungen, wie sie die Strömungsfotos zeigen, erfüllt die Schneide ihren Zweck auch bei schneller Schwimmgeschwindigkeit (R_e um 7000) gut. Im Strömungsversuch nimmt der Widerstand nach dem Abschneiden der Schneide trotz der Verkürzung der Körperlänge nicht ab, sondern von 4% (äußerste Spitze) bis 22% (gesamte Schneide) zu. Es sei noch erwähnt, daß der Widerstand der nachgeschleiften, relativ zur Körpermasse sehr kleinen Metapodien schon 23% des Rumpfwiderstandes beträgt und beim Vorziehen noch beträchtlich ansteigt — ein weiterer Beweis für die gute Strömungsanpassung des Rumpfes.

Die Vorteile der Dorsoventralabplattung für das Unterwasserschwimmen

Die breit ausgezogenen Epipleuralkanten wirken wie horizontale Steuerflächen. Sie stabilisieren den schwimmenden Rumpf dadurch, daß Drehungen um die Querachse durch kleine vertikale Winkelabweichungen zwischen Mediane und Schwimmrichtung gedämpt werden. Durch sie ist auch die Oberfläche hinter der Querachse größer als die davor: $O_1 > O_2$ (Abb. 6a). Der Scherungsdruck für den obigen Fall ist hinter der Querachse größer und entgegengerichtet, so daß ein rücktreibender Druck $D_r = \text{prop} \cdot W \cdot \sin \alpha \cdot (O_1 - O_2)^{-1}$ die Mediane wieder in Schwimmrichtung stellt. Schwingungen um die Längsachse werden durch die horizontale Rumpfabplattung und die überstehenden Elytralkanten ebenfalls so stark gedämpft, daß beim Zurückkippen nach plötzlicher Richtungsänderung (starke Schrägstellung) die 2. Amplitude der

1. Schwingung schon kaum mehr wahrnehmbar ist. Denn erstens bewirkt die induzierte Widerstandskraft W (Abb. 6b) des umgebenden Wassers über den mittleren Medianabstand d ein doppeltes, entgegengesetzt gerichtetes Drehmoment $D = -2Wd$, und zweitens entsteht über die ganze Länge der scharfen Kante eine kräftige Wirbelreihe (Abb. 6c). die die kinetische Energie der Schwingung aufzehrt. Gegen Drehung um die Dorsoventralachse ist der Käferrumpf am wenigsten gesichert. Ein Käfer mit einseitig amputierten Metapodien dreht sich *nach* kräftigem Ruderschlag noch um 180°. Im Normalfall fällt dieser

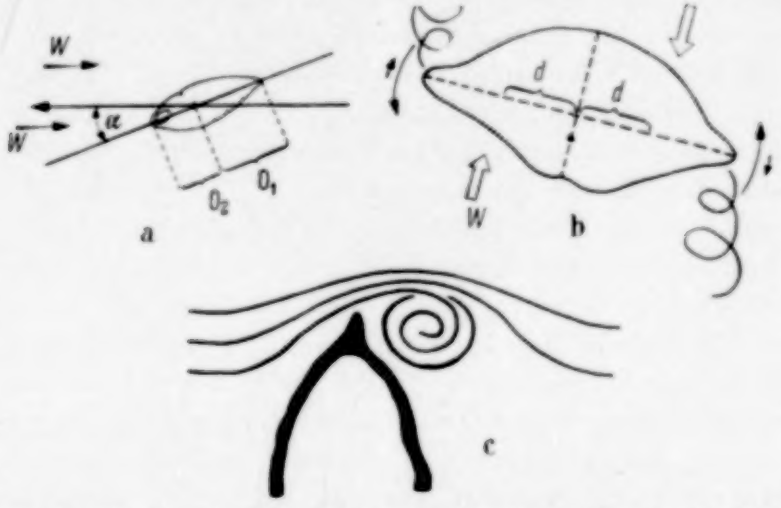


Abb. 6a—c. a Stabilisierung gegen Drehen um die Querachse. b Stabilisierung gegen Drehen um die Längsachse. c Schema der Wirbelbildung beim Umströmen einer Schneide. Erklärung im Text

Nachteil aber infolge des sehr fein dosierbaren Metapodienschubs, der ja in dieser Drehebene erfolgt, nicht ins Gewicht. In Ruhestellung bremsen die Metapodienflächen jede Drehung um die Dorsoventralachse augenblicklich. Schließlich liegt der Käferschwerpunkt infolge der subelytral mitgeführten Luftmenge sehr tief. Der Käfer ist so gut stabilisiert, daß er nach einer heftigen Fluchtreaktion (Purzelbaum) augenblicklich in der Normallage zur Ruhe kommt.

Die gute Schwimmstabilität erfordert zwar größere Steuerkräfte, bewirkt aber, daß der Käfer fast unmittelbar nach Aufhören der Kraftwirkung in seiner neuen Lage verharrt. Es sind also keine andauernden feinen Lagekorrekturen nötig, wozu die verhältnismäßig unkomplizierte und automatisierte Bewegungsform auch nicht gut geeignet wäre. Die Käfer steuern nicht sehr elegant und „feinfühlend", sondern mehr abrupt. Zwischen 2 Steuerbewegungen schwimmen sie eine mehrminder gerade Bahn, so daß ihre Schwimmbahn recht „eckig" aussieht. Besonders beim Beutefang ist das auffallend. Die Käfer stoßen oft über das Ziel hinaus oder verfolgen es im Zickzack-Kurs. Eine Kurve schwim-

men sie in Form einer Reihe von Tangenten. Die große Stabilität ermöglicht aber auch das Schwimmen von engen Kurven mit großer Geschwindigkeit. Der Käfer stellt dabei seine Dorsoventralachse in die Kurvennormale und setzt der Zentrifugalkraft die auf die volle Ventralfläche senkrecht wirkende Gegenkraft des Wassers entgegen, wodurch äußerst rasche Wendungen fast auf der Stelle möglich sind. Auch beim schnellen Bremsen kippt der Käfer gerne seine breite Ventralseite vor. Es entsteht dahinter eine Zone kräftiger Verwirbelung; damit schnellt der Widerstand sprunghaft hoch. Der Vergleich von Widerstandsmessungen und Zeitlupenfilmen ergibt, daß dabei der Widerstand innerhalb von 50—60 msec auf 310% seines Normalwertes anspringen kann.

Acilius läßt sich mit einem Unterseeboot vergleichen, das auf Kosten seiner Wendigkeit sehr lagestabil ist und mit ganz wenigen Steuerflächen auskommt. Schwimmstabilität und Wendigkeit sind Antagonisten. Beide Prinzipien sind jedoch bei den Wasserkäfern verwirklicht: die größeren Dytisciden sind sehr lagestabil auf Kosten ihrer Wendigkeit, die Gyriniden sind — auch unter Wasser — äußerst wendig auf Kosten ihrer Schwimmstabilität. Anders gesagt schwimmen die Dytisciden eine Bahn mit dem Minimum an Schlägen und demnach einem Minimum an Steuermöglichkeiten. Sie bedürfen einer festen Führung. Die Gyriniden schwimmen jede Bahn mit der gleichen, sehr hohen Schlagfrequenz. Es stehen ihnen sehr viele Steuerungsmöglichkeiten zur Bahnkorrektur zur Verfügung. Demgemäß können sie auf eine große Schwimmstabilität verzichten, ja müssen es, da wegen der damit verbundenen Trägheit gegen Richtungsänderung der Körper den sehr schnell aufeinanderfolgenden kleinen Impulsen nicht oder nur mit Phasenverschiebung folgen könnte. Daraus läßt sich folgern, daß die Dytisciden auf vorherrschendes Geradausschwimmen, die Gyriniden auf vorherrschendes Kurvenschwimmen spezialisiert sind. Es ist also zu erwarten, daß der Gyrinidenkörper nach ganz anderen Prinzipien konstruiert ist. Ich möchte diesen Punkt in einer anderen Arbeit noch diskutieren. So ergibt sich, daß Körperbau und Schlagmodus eine funktionelle Einheit sind. Im folgenden soll die Schlagform der Dytisciden ausführlich analysiert werden. Erst damit werden die Eigenheiten des Dytiscidenrumpfes voll verständlich, der bei vorherrschender, durch die Art der Beinschlags bedingter Schwimmstabilität mäßig gute Wendigkeit unter vorzüglicher Strömungsanpassung erreicht.

V. Die Extremitäten und die Kinematik der Schwimmbewegung

1. Die Mesopodien

Beschreibung

Während die Propodien bei den großen Dytisciden keinerlei Schwimmfunktion besitzen, sind die Mesopodien nach Bau und Bewegungsform für das Schwimmen umgewandelt. Sie dienen aber noch zum Greifen und Halten beim Beutefang und sind das wichtigste Organ zum Verankern unter Wasser. Aktive Ruder sind sie nur beim langsamen Gradausschwimmen; ihre wichtigste Funktion ist die eines Vertikalsteuers. Daneben dienen sie zum Horizontalsteuern und Bremsen,

sowie in besonderen Fällen der Hydrostatik als Antagonisten des Auftriebs. Ganz allgemein bewirken sie die „Feineinstellung" der Vertikallage des Käfers im Raum, während die Grobeinstellung rasch, aber nicht sehr genau dosierbar, von den Metapodien bewerkstelligt wird. Ein Käfer mit amputierten Mesopodien vermag eine Zeit lang nicht mehr zielgerichtet zu schwimmen.

Die Beine der Dytisciden sind bei AMANS (1888), STRAUSS-DÜRKHEIM (1828), KORSCHELT (1923), ROTH (1909), WESENBERG-LUND (1912) und anderen ausführlich beschrieben. Hier soll nur das für die Lokomotion Wesentliche zum Verständnis für die folgende Bewegungsanalyse zusammengestellt werden. Die wichtigsten Daten stehen in Tabelle 2. Bemerkenswert ist der geringe Abplattungsgrad, der schwache Prozentanteil der Schwimmhaare an der Beinfläche, dabei aber der relativ große Prozentanteil der Schwimmhaare an der Tibia, sowie der große Prozentanteil von Femur und Tibia und der geringe des Tarsus an der Gesamtwirkungsfläche. Der Tarsus ist relativ sehr kurz (Abb. 7) (vgl. dazu die Tabelle 3).

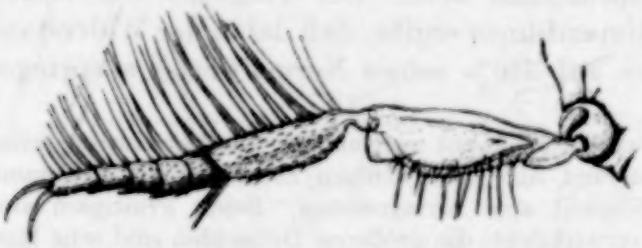


Abb. 7. Rechtes Mesopodium von *Acilius sulcatus* beim Ruderschlag. Von vorn in Richtung der Medianen gesehen (Schlagrichtung senkrecht zur Papierebene nach hinten). Das Femur steht mit der Breitfläche senkrecht zur Schlagrichtung. Nach einem Hochfrequenzfilmbild gezeichnet

Tabelle 2. *Meßwerte der Mesopodien von Acilius sulcatus*

	Länge (mm)	Relative Länge (Prozent der Tarsenlänge)	Abplattungsgrad	Fläche der Glieder (mm^2)	Fläche der Schwimmhaare (mm)	Prozentanteil der Schwimmhaare an Gesamtfläche
Coxa . . .	1,2	45	—	—	—	—
Trochanter	1,0	35	—	—	—	—
Femur . .	2,8	100	1:2,2	0,75	0	0
Tibia . . .	2,0	70	1:1,6	0,9	2,7	75
Tarsus . .	2,8	100	1:1	1,3	1,3	50

Nahezu alle *Gelenke* sind funktionelle Scharniergelenke. Das ist für die Beinstabilität und Bewegungskoordination von Wichtigkeit. Die Coxa erreicht das durch ihre rotationsellipsoide Form und die genaue Einpassung in ihr Lager. Die Drehung ist nur um die Längsachse möglich, die beiden Querachsendrehungen sind blockiert. Der Trochanter sitzt zwar mit einer proximalen Gelenkkugel in der Coxa, Wülste,

die in entsprechenden Vertiefungen des Lagers laufen, verhindern aber eine Verdrehung. Einzig der Tarsus vermag sich wegen seiner von elastischen Gelenkhäuten gebildeten Einlenkung — wenn auch beschränkt — in alle 3 Raumrichtungen zu drehen. Die 3 mittleren Gelenke besitzen Einrichtungen gegen ein Überdrehen des Beines beim Ruderschlag. Der Trochanter stößt gegen eine kräftige Zacke der Vorderwand der Coxalagerung; er trägt selbst eine Verstärkungsleiste am Scharniergelenk, gegen die sich das Femur preßt. Die Tibiabasis verläuft mit wenig Spielraum zwischen den beiden gut ausgebildeten Randplatten des Femur. Abgesehen vom Tarsus besitzt jedes Gelenk mit nur einem Freiheitsgrad nur eine Drehachse.

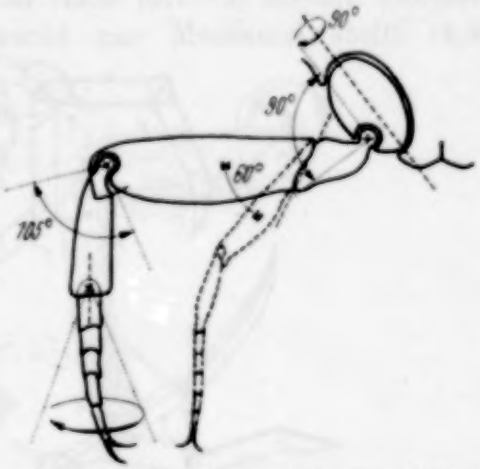


Abb. 8. Rechtes Mesopodium von *Acilius sulcatus*, schematisch gezeichnet. Orientiert wie in Abb. 7. Lage der Drehachsen und Stellungsmöglichkeiten der Glieder zueinander. Die angegebenen Winkel sind die größtmöglichen. ——— bzw. *X* Gelenkdrehachsen; ····· Extremstellungen der Gliedlängsachsen; gestricheltes Bein: Maximale Abbiegung im Trochanter-Femur-Gelenk (s. Lage der Klauen!)

Die *Lage der Drehachsen zueinander* (Abb. 8) bestimmt die möglichen Bahnen der Beinglieder und damit ihren Schub und Gegenschub. Die Coxadrehachse liegt in einer zur Transversalebene parallelen Ebene, 45° gegen die Frontal- oder die Medianebene geneigt. Diese Schrägstellung ist sehr wichtig für die strömungsgünstige Einstellung des Beinschlags. Der Coxarotationswinkel ist 90°. Die Trochanterdrehachse steht senkrecht zu der der Coxa im Raum, jedoch gegen die Coxaoberfläche verschoben. Der Auslenkwinkel des Trochanter beträgt ebenfalls etwa 90°. Die Drehachse des Femur-Trochanter-Scharniergelenks steht etwa 40° zur gemeinsamen Längsachse, die man sich zwischen den Durchstoßpunkten der Femur-Tibia- und Trochanter-Coxa-Drehachse denken kann, geneigt und weist nach ventral außen. Der Abbiegungswinkel beträgt normal 45°, im Maximum 60°. Die Tibia-Femur-Drehachse steht senkrecht zur gemeinsamen Längsachse. Der Tibia-Auslenkwinkel geht von 45—150°. Der Tarsus kann um die Längsachse einen Kegelmantel beschreiben und sich gleichzeitig um die Längsachse um 180° nach beiden Seiten drehen. Trochanter- und Tibiadrehachse sind parallel und stehen zugleich senkrecht zur Coxadrehachse. Sie liegen beim Ruderschlag in einer Ebene, ebenso Femur- und Tibiabreitseite. Die beiden Ebenen stehen aufeinander senkrecht. Die Günstigkeit dieser Anordnung zur Erzielung einer optimalen Ruderbewegung soll im einzelnen unten erläutert werden.

Analyse der 4 Schlagphasen

Vorzug und Ruderschlag können zwanglos in je zwei gut abzugrenzende Phasen unterteilt werden, die folgendermaßen zu charakterisieren sind: a) *Angeschmiegtes Vorziehen.* Bei ruhiger Coxa, die das Bein maximal caudad gedreht hat, zieht der Trochanter das Femur angeschmiegt an die Thoraxventralfläche bis senkrecht zur Medianen vor, während die Tibia und der Tarsus, der Ventralfläche genähert, passiv nachgezogen werden. b) *Umklappen.* Die Coxa dreht sich frontad

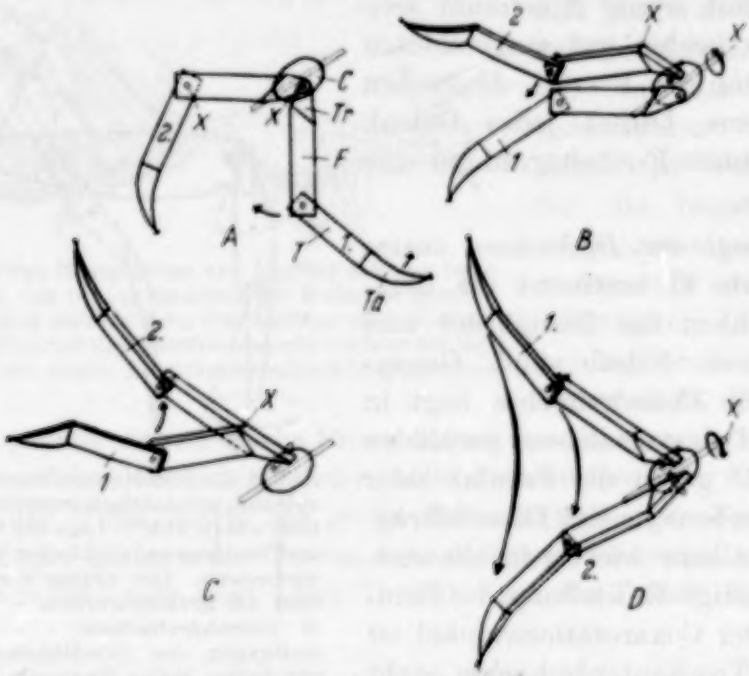


Abb. 9. Mesopodienmodell. Extremstellungen der 4 Schlagphasen. *1* Ausgangsstellung; *2* Endstellung. *C* Coxa; *Tr* Trochanter; *F* Femur; *T* Tibia; *Ta* Tarsus. A Angeschmiegtes Vorziehen; B Umklappen; C Eindrehen in Ruderstellung; D Ruderschlag. — Rechtes Mesopodium, Blick auf die Ventralfläche von schräg hinten. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtungen der Glieder in der jeweiligen Phase an. Die jeweils beteiligten Drehachsen sind mit *X* bezeichnet

und klappt dadurch das Femur und damit das ganze Bein, das sich nur im Femur-Trochanter-Gelenk etwas abbiegt, und sonst unverändert bleibt, bis *über* die Senkrechtstellung nach vorne-ventrad. c) *Eindrehen in Ruderstellung.* Das im Femur-Trochanter-Gelenk abgebogene Bein dreht sich bis zum Anschlag zurück und dreht dadurch das Femur wieder bis zur Senkrechtstellung zurück. Dadurch schwenken auch Tibia und Tarsus in die Ruderstellung. d) *Ruderschlag.* Rückdrehen der Coxa und gleichzeitiges Mediaddrehen des Trochanter drücken das maximal gespreizte Bein mit der Abplattungsseite schnell caudad-mediad zur Vortriebserzeugung und darüber hinaus langsamer ventrad zum nächsten angeschmiegten Vorziehen. Die Phasen 1 und 2 überlappen sich etwas, ebenso 3 und 4. Der Übergang 2—3 ist hart. Die Stellungs-

verhältnisse sind in der Abb. 9 schematisch angegeben. Im folgenden sind die Einzelphasen nach Hochfrequenzfilmen näher analysiert.

a) Angeschmiegtes Vorziehen. — Zu Beginn steht die Coxa maximal caudad gedreht (Kurven der Abb. 14, Kurve 1, Meßpunkt 1. Abgekürzt 1,1), der Trochanter im Coxa-Trochanter-Gelenk maximal mediad ausgelenkt (2,1). Das Femur steht somit parallel zur Medianen, etwas von der Körperwand abgehoben (5,1) (Abb. 10, *1*). Nun dreht sich der Trochanter um 90° in der Frontalebene nach vorne und erreicht seine Endstellung (2,4), indem er das Femur flach (6,1—4) an der Ventralfläche angeschmiegt (5,2—4) senkrecht zur Medianen stellt (4,4)

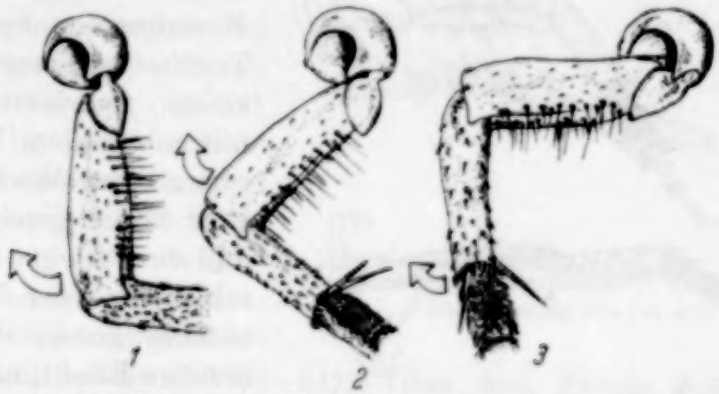


Abb. 10. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis* (dem von *Acilius* weitgehend ähnlich). Blickrichtung senkrecht auf die Ventralfläche. Angeschmiegtes Vorziehen. Bewegung von Stellung 1 nach 3. Coxa in Ruhe! Schwimmhaare weggelassen. Erläuterung im Text

(Abb. 10, *3*). Die Tibia, mit der Längsachse 80—90° von der Femurlängsachse abgewinkelt, wird wegen ihrer festen Koppelung mit dem Femur ebenfalls mit der Flachseite gegen die Frontalebene vorgezogen (8,1—4) und steht dabei anfangs ziemlich parallel zum Wasserdruck, d. h. sie wird vom Femur-Tibia-Gelenk her angeströmt, ebenso der Tarsus. Gegen Ende beginnt die Coxa bereits mit dem Frontaddrehen (1,3—4) und stellt damit das ganze Bein etwas schräger (ansteigende Kurven 6, 8, 10, 11, jeweils 3—4), während die Auslenkung des Femur (4,3—4) durch das Eintreten des Trochanter in die Trochantergrube des Coxa-Trochanter-Gelenks (2,3—4) eben beendet wird. Sie leitet über zur nächsten Phase.

b) Umklappen. — Die Coxa dreht sich nun rasch frontad bis zum Anschlag (1,4—6), wo sie bis zu Beginn des Ruderschlags in Ruhe bleibt (1,6—7). Der Trochanter ist vorher schon fast maximal ausgelenkt und verharrt in dieser Stellung (2,4—7). Somit unterliegt das Femur und damit das ganze, gegen Verdrehung ziemlich starr gekoppelte Bein (s. aber Tarsus!) nur der Coxarotation (Abb. 11, *1* und *2*): die Coxa dreht das Femur um seine Längsseite bis über die Senkrechtstellung

der Breitseite hinaus (6,4—6), woran sich auch das Trochanter-Femur-Gelenk beteiligt (3,4—6) (Abb. 11, *3*). Das Femur bleibt währenddessen der Körperwand genähert (5,4—6). Die Tibia spreizt sich dabei etwas gegen das Femur (7,4—6), während ihre Flachseite wieder der des Femur parallel bleibt (8,4—6). Ihre Längsachse stellt sich bereits senkrecht zum Wasserdruck ein (10,4—6), während der Tarsus wegen seiner elastischen Einlenkung langsamer und später in diese Stellung kommt („Nachziehen"; 11, 4—6). Er kann sich somit längere Zeit in der strömungsmechanisch günstigeren Lage parallel zur Stromrichtung halten. Die Koordination der Coxa- und Trochanterbewegung ist für einen geordneten Vorzug mit minimalem Widerstand von größter Wichtigkeit. Es wird unten gezeigt werden, daß eine kleine Phasenverschiebung ihrer Bewegungsabläufe genau den umgekehrten Effekt, nämlich eine Bremswirkung, ergibt. — Der Ruderschlag beginnt mit einer Bewegung im Trochanter-Femur-Gelenk.

Abb. 11. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Umklappen. Bezeichnung wie bei Abb. 10

e) Eindrehen in Ruderstellung. — Das mit der Breitseite schräg nach vorne weisende Femur (6,6) klappt im Scharniergelenk zwischen Trochanter und Femur zurück bis zum Anschlag (3,6—8) (Abb. 12, *1* und *2*) und stellt sich dadurch mit der Breitseite wieder senkrecht zur Frontalebene (6,6—8). Gleichzeitig wird es durch die beginnende Mediadwanderung des Trochanter (2,6—8) etwas von der Ventralfläche abgehoben (5,6—8). Das Femur hat damit bereits den Ruderschlag begonnen (4,6—8). Ebenso sind Tibia und Tarsus — mit der Breitseite gegen den Wasserdruck (8,6—8) und gegen die Längsrichtung angeströmt (10,6—8) (11,6—8) — in die Ruderstellung geklappt worden. Die Tibia lenkt sich dabei gegen das Femur maximal aus (7,6—8); die Schwimmhaare von Tibia und Tarsus spreizen sich (12,7—8). Das ist bereits der Beginn des wirksamen Ruderschlags.

d) Ruderschlag. — Das Bein wird möglichst schnell nach hinten bewegt, während es dem Wasserdruck eine möglichst große Fläche bietet (jeweils großer Widerstand) und möglichst weit vom Körper absteht (großes Vortriebsmoment). Das wird erreicht durch eine gleich-

mäßig schnelle Caudadrollung der Coxa (1,8—11) unter Mediaddrehung des Trochanter (2,8—11), wodurch das Femur mit dem ganzen, starr anhängenden Bein caudad-mediad bewegt wird (Abb. 13, *1—4*). Das Femur ist durch den Wasserdruck gegen den Anschlag des Trochanter-Femur-Scharniers gepreßt uud dadurch „breitgedreht" (3,8—11). Die Bewegung vollzieht sich sehr gleichmäßig (4,8—11). Das Femur erreicht dabei ein Maximum an Wandabstand (5,8—11) und steht während der Hauptschlagphase mit der Breitseite genau gegen den Wasserdruck (6,8—11), ebenso Tibia und Tarsus (8,8—11 und 9,8—11), die weiterhin von der Längskante her angeströmt werden (10,8—11 und 11,8—11) Der Winkel zwischen Femur- und Tibialängsachse bleibt angenähert konstant und maximal (7,8—11); Tibia und Tarsus behalten also wirksamerweise größten Körperabstand. Die Schwimmhaare bleiben maximal gespreizt (12,8—11). Das letzte Drittel des Ruderschlags dient kaum mehr der Vortriebserzeugung, sondern dazu, das Bein zum nächsten Vorzug vorzubereiten. Das Bein ist nun schon so sehr mit

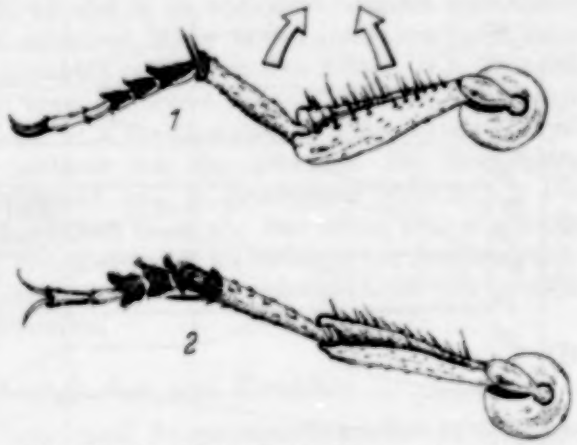


Abb. 12. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Eindrehen in Ruderstellung. Bezeichnung wie bei Abb. 10

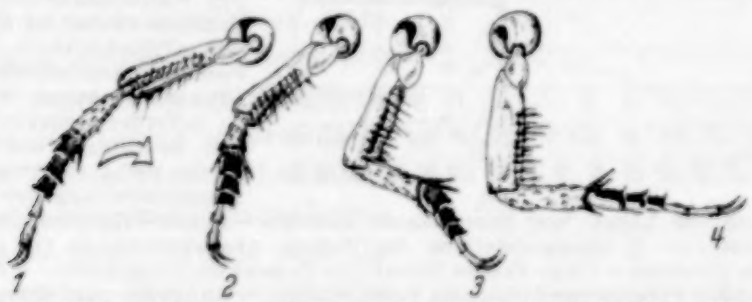


Abb. 13. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Ruderschlag. Bezeichnung wie in Abb. 10

der Flachseite der Körperwand genähert (1,11, zusammen mit 2,11), daß die Vortriebskomponente des Wasserdrucks sehr gering wird (vgl. dazu 6,12), zumal, da die Schlaggeschwindigkeit stark sinkt (vgl. dazu 4a, 11—13). Das Bein legt sich wieder gegen die Körperwand an (5,11—13) und stellt sich mit der Schmalkante in die neue Vorzugsrichtung (6 und 8,11—13). Das heißt, die Tibia wird beim nun folgenden angeschmiegten Vorziehen angenähert tangential zum Kreisbogen, den das distale Femurende durch die Trochanterwanderung beschreibt, und dazu parallel zum

Wasserdruck vorgezogen und zieht den Tarsus passiv in etwa gleicher Weise nach. Die Schwimmhare fallen zusammen.

Diskussion der Beinschlagkurven. — Die Kurven (Abb. 14) sollen den komplizierten Bewegungsablauf veranschaulichen. Durch ihre aufmerksame Betrachtung wird darüber hinaus die ausgezeichnete Anpassung des Schlagablaufs zur Erzielung

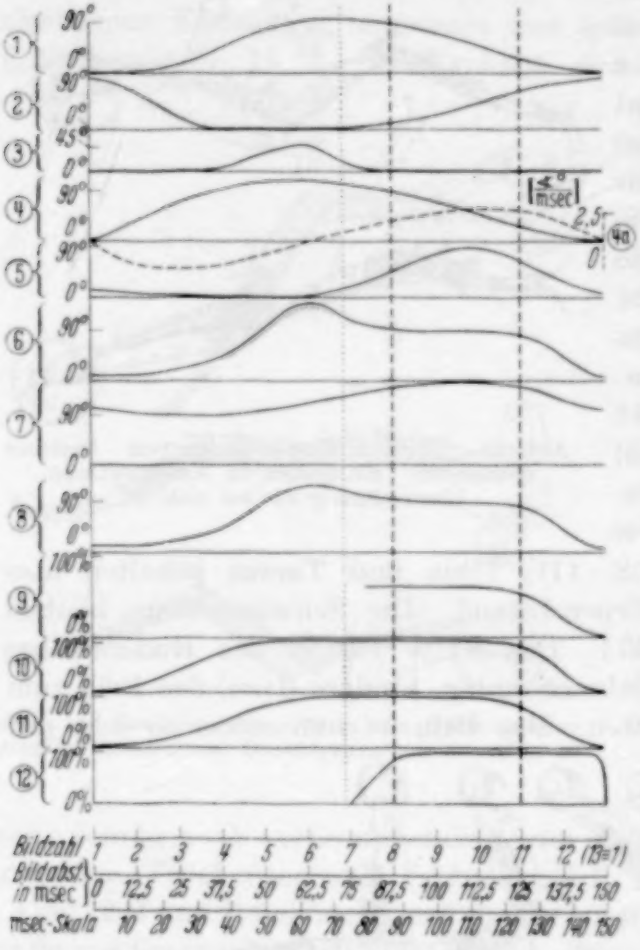


Abb. 14. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Mesopodien. Nach Zeitlupenaufnahmen mit 80 Bildern/sec. Bezeichnung der Kurven: *1* Rollbewegung der Coxa, ausgehend von größter Rückdrehstellung (Bein maximal caudad gedreht), Winkelgrade. — *2* Auslenkung des Trochanter in Winkelgraden aus eingepaßter Lage parallel zur Coxalängsachse (Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk). — *3* Auslenkung des Femur in Winkelgraden aus Parallellage mit dem Trochanter (Drehung im Trochanter-Femur-Gelenk). — *4* Auslenkwinkel des Femur nach hinten zur Medianen in Projektion auf die Frontalebene. — *4a* Auslenkgeschwindigkeit des Femur in Winkelgraden pro msec. (Kurven 4 und 4a: Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk.) — *5* Anstiegswinkel der Femurbreitseite zur jeweils überstrichenen Ventralfläche. — *6* Verdrehungswinkel des Femur: Winkel der Breitseite zur Richtung des effektiven Wasserdrucks. — *7* Femur-Tibia-Winkel: Kleinerer Winkel der Tibialängsachse mit der Femurlängsachse. — *8* Verdrehungswinkel der Tibia: Winkel der Tibiabreitseite (Schwimmhaarsaum randständig) zur Richtung des effektiven Wasserdrucks. — *9* Verdrehungswinkel des Tarsus, Benennung wie bei *8*; erste Hälfte nicht analysierbar. — *10* Längseinstellung der Tibia: Anströmrichtung von Längs- bzw. Schmalkante (letzteres = Femur-Tibia-Gelenk!) in Prozent der Längskante. — *11* Längseinstellung des Tarsus: Anströmrichtung von Längs- bzw. Schmalkante (letzteres = Tibia-Tarsus-Gelenk!) in Prozent der Längskante. — *12* Schwimmhaarspreizgrad in Prozent der wirksamen Vollspreizung. — Links der punktierten Senkrechten Vorzug des Beins, rechts davon Ruderschlag; die Hauptschubphase des Ruderschlags verläuft zwischen den gestrichelten Senkrechten

eines optimalen Rudereffekts deutlich. Der Bildabstand und damit der Abstand der Meßpunkte zur Kurvenkonstruktion war 7,5% der Gesamtschlagzeit.

a) Die Coxarotation überlappt sich mit der Trochanterauslenkung nur während 10% des Vorzugs und erfolgt zu 90% nachher (1,3; 2,3): Je geringer die Überlappung, desto geringer der Vorzugswiderstand. b) Der flache Anstieg von K 5, 6, 8, 9, 10 kennzeichnet geringen Vorzugswiderstand. c) K 2 verläuft in der Hauptschlagphase um 90°: Das Bein steht senkrecht auf der Coxadrehachse und beschreibt dadurch günstigerweise keinen Kegelmantel sondern angenähert ein Kreissegment: Größter Körperabstand. d) K 3, 6, 8 haben Maxima wo K 4a Nullstelle

hat: Die Drehbewegung zur Einstellung von Tibia und Tarsus in Arbeitsstellung erfolgt vor und während der Schlagumkehr, wo die Geschwindigkeit sehr gering oder gleich Null ist. e) K 6, 7, 9 verlaufen während der Hauptruderphase mehrminder in der 90°-Abszisse: Die Beinglieder erzeugen sehr lange Maximalschub. f) K 7 verläuft wie Punkt e): Das Bein erzeugt lange ein maximales „Schubmoment". g) K 6 und K 8 sind ähnlich: Die Abflachungsseiten von Tibia und Femur bleiben starrgekoppelt in einer Ebene. h) K 10 und K 11 verlaufen langsam ansteigend und verbleiben lange in der 100%-Abszisse: Tibia und Tarsus erzeugen beim Vorzug wenig Widerstand, beim Ruderschlag größtmöglichen Schub. i) K 10 steigt steiler an als K 11: Der Tarsus besitzt beim Vorziehen eine größere Einstellfähigkeit parallel zum Wasserdruck als die Tibia. k) K 6—12 verlaufen während der Hauptruderphase parallel und maximal entfernt von der Abszisse: Die Beinglieder bleiben in ihrer Lage zueinander konstant und in günstigster Stellung. l) Die Kurven fallen im letzten Ruderschlagsdrittel rasch ab: Das letzte Drittel erzeugt kaum mehr Schub. m) Die Maxima von K 5 und K 4a fallen in der Ruderschlagsphase zusammen: Schnelle Schlaggeschwindigkeit ist günstigerweise mit großem Körperabstand der Ruderfläche verbunden.

Beziehungen zwischen Bau und Funktion

Die Senkrechtstellung der Coxa- und Trochanterdrehachse zueinander erlaubt eine einfache Umkehr der Schlagwirkung (Bremsen statt angeschmiegten Vorziehens). — Die Lage der beiden Drehachsen ergibt auch senkrecht aufeinanderstehende Drehrichtungen, nämlich frontad-caudad (Coxa) und laterad-mediad (Trochanter). Beim Vorziehen schiebt der Trochanter erst das flachgedrehte Bein nach vorn, dann dreht es die Coxa senkrecht. Durch den späteren Beginn der Coxarollung bleibt das Bein beim Vorziehen flach gegen die Ventralwand gedreht und erzeugt so geringstmöglichen Gegenschub (Abb. 15a). Würde sich die Coxa gleich zu Beginn mitdrehen, so würde sich das ganze Bein mit der Breitseite voran genau auf der gleichen Bahn nach vorne bewegen, die es beim normalen Ruderschlag nach hinten überstreicht. Es würde sich also eine starke Bremswirkung ergeben (Abb. 15b). Tatsächlich kommt diese Bewegung oft vor und dient dem Käfer zum Abbremsen vor einem Hindernis, zur plötzlichen Richtungsänderung („Hakenschlagen") und zum Vertikalsteuern, sowie beim Aufsteigen in die

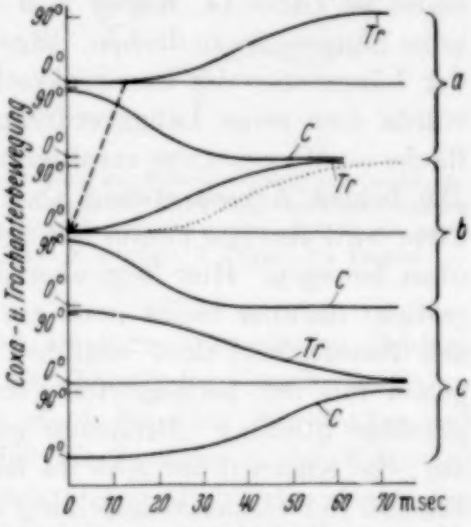


Abb. 15. Bewegungskoordination von Coxa *(C)* und Trochanter *(Tr)* bei verschiedenen Bewegungsweisen. a Normales Vorziehen. b Bremsen: Die Trochanterbewegung erfolgt verfrüht, ihren Beginn kennzeichnet der gestrichelte Pfeil von a nach b; die Coxakurve von a ist in b punktiert eingetragen. c Normaler Ruderschlag. Weitere Erklärung im Text.— (Vergleiche dazu die Kurven 1 und 2 der Abb. 14)

Atemstellung — Abdomen voran — zum schnelleren Erreichen der Oberfläche. Der Bremsschlag ist also ein normaler Vorzug, bei dem nur die Coxarollung etwas früher einsetzt. Die beiden Kurven der Abb. 15 sind nur um 17% der Vorzugszeit gegeneinander verschoben und trotzdem ist der Effekt genau der entgegengesetzte: Die Coxarollung ist beim Ende der Trochanterauslenkung des Bremsschlags bereits zu 80% vollzogen. Da auch wesentlich kleinere Verschiebungen den Wirkungsgrad stark verschlechtern, muß die Koordination genau stimmen. Beim Ruderschlag ist die Koordination umgekehrt wie beim Bremsen (Abb. 15c). Die Mediaddrehung des Trochanters führt ferner die Beine gegen Ende des Ruderschlags gegen die *Medianebene* zusammen. Gleichzeitig sind die um $T/2$ phasenverschobenen Metapodien in der *Frontalebene* maximal vorgedreht. Die beiden gegeneinander sich bewegenden Beinpaare können somit nicht zusammenstoßen, da ihre Schlagbahnen in verschiedenen Ebenen verlaufen.

Die Schrägstellung der Coxa- und Femurdrehachse bewirkt das Umklappen des Beines von der Vorzugs- in die Ruderschlagsstellung unter geringster Widerstandserzeugung. — Wenn die Trochantereinlenkung beendet ist (Abb. 14, Kurve 2, *3—4*), beginnt die Coxa das Femur um seine Längsachse zu drehen. Läge die Coxadrehachse in der Verlängerung der Längsachse des nun senkrecht zur Medianen stehenden Femur, so würde eine reine Längsverdrehung des Femur über der Körperoberfläche im Wasserstrom resultieren, was energetisch sehr ungünstig wäre. Die beiden Achsen stehen aber im Winkel von 45° zueinander. Die Coxa wird also das Femur auf der Bahn eines Kegelmantels nach vorne-oben bewegen. Hier liegt aber die Höhlung für die eingezogenen Propodien; darüber bleibt noch ein Hohlraum. Dahinein dreht die Coxa das Femur, und dort vollführt es seine Drehung. Es schließt dabei genau mit der verlängerten ventralen Körperoberfläche ab. Die ungünstige Stellung „Breitseite gegen Wasserdruck" tritt so gar nicht auf; die Kurve 6 der Abb. 14 ist an dieser Stelle unterpunktiert. Der Einfluß der Coxaschrägstellung ist ebensowichtig für die Bahnen von Tibia und Tarsus. Im obenerwähnten Fall würden die beiden nun senkrecht zum Femur stehenden Beinglieder mit Beginn der Coxadrehung mit der Breitseite voran in einer zur Medianebene parallelen Ebene vorgedreht werden. Eine große Bremswirkung wäre die Folge. Durch die Coxaschräglage bleiben sie in der Nähe der Bauchseite und werden mit der Schmalkante gegen den Wasserdruck bewegt. Auch der Übergang von der Längslage zur Anströmrichtung geschieht nur allmählich, wie die langsam ansteigenden Kurven 10 und 11 der Abb. 14 zeigen. Der Gegenschub bleibt gering. Man kann sich alle diese Bewegungen mit einem entsprechend gebogenen Stück Draht leicht veranschaulichen (Abb. 16). Ein weiteres Hilfsmittel zum strömungs-

günstigen Umklappen ist die schräggestellte Femurdrehachse: während das Femur frontad-dorsad gedreht wird, lenkt es sich im Femur-Trochanter-Gelenk aus. Die Wirkung ist die gleiche, als würde das Gelenk nach hinten gezogen: Die Schlagfläche des Femur steht nicht mehr — hydrodynamisch ungünstig — senkrecht zur Frontalebene, sondern bildet einen stumpfen Winkel nach hinten (s. Abb. 9 und 11). Diese Stellung gleicht sich zu Beginn des normalen Ruderschlages wie beschrieben schnell wieder aus. Ein länger anhaltendes Verweilen in einer mehrminder großen Auslenkstellung bei einem oder beiden Mesopodien ist zudem sehr wesentlich für die Steuerung.

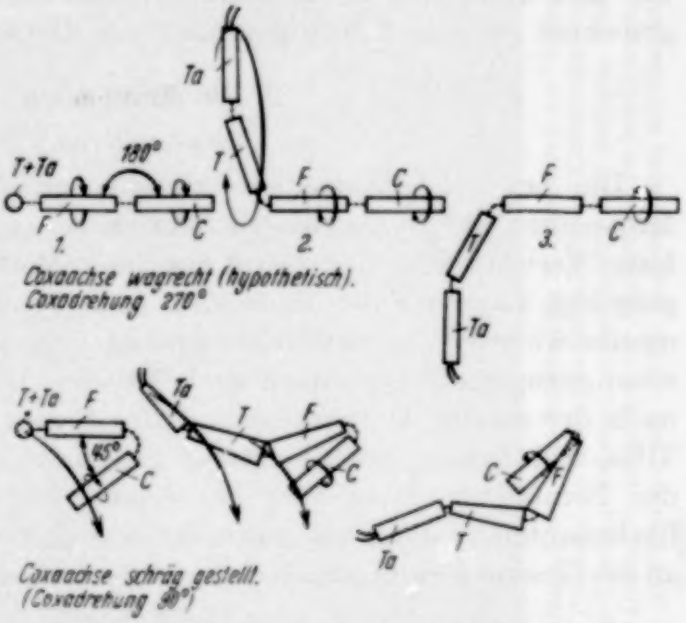


Abb. 16. Die Bedeutung der Schrägstellung der Coxadrehachse für das Umklappen. Erklärung im Text. Linkes Mesopodium im Modell; Ansicht von frontal, Ventralseite oben. *C* Coxa; *F* Femur; *T* Tibia; *Ta* Tarsus

Die Stellung der Gliederdrehachsen zueinander ermöglicht einen optimalen Ruderschlagseffekt. — Durch die Parallellage der Drehachsen der Trochanter- und Tibiascharniere bei Ruhelage des Trochanter-Femur-Gelenks sind Femur- und Tibiabreitseite in eine gemeinsame Schlagebene fixiert. Bei halb ausgelenktem Trochanter liegt auch die Coxadrehachse in dieser Ebene, außerdem steht die Femurlängsachse auf ihr mehrminder senkrecht. Dies ist aber die Stellung in der Mitte des Hauptruderschlags (2,10)! Die Coxarückrollung treibt also durch das Zusammenspiel von Achsenschräglage und Bewegungskoordination die Schlagfläche möglichst senkrecht gegen den Wasserdruck auf dem Mantel eines möglichst flachen Kegels nach hinten.

Der zeitliche Ablauf der Bewegung

Eine normalschnelle Mesopodienschwingung dauert etwa 150 msec; schnelle Schläge dauern nur bis 120 msec, vor allem deshalb, weil die letzte Hälfte des Ruderschlags schneller verläuft. Langsame Schläge können doppelt so lange dauern. Normalschnelle Schläge haben gleichlange Vorzugs- und Ruderschlagszeit, bei langsameren ist die letztere sogar meist etwas länger. Beim schnellen Schwimmen ist die Ruder-

schlagzeit 10—30% kürzer als die Vorzugszeit. Die effektive Schlagzeit ist aber nur ein Teil der gesamten Beinschlagzeit, weil gegen Ende kaum mehr Schub erzeugt wird. Sie beträgt etwa 70% der Ruderschlagszeit und damit nur 30—20% der Gesamtschwingungszeit. Zwei Drittel bis drei Viertel der Beinbewegung dienen nur dazu, das Bein in die richtige Arbeitsstellung zu bringen. Die 4 Phasen dauern 35, 25, 25, und 75 msec; die Überlappungszeit beträgt insgesamt 10 msec, gerechnet für eine Schwingungszeit von 150 msec.

2. Die Metapodien

Beschreibung

Die bei den Mesopodien angegebenen Autoren haben auch die Metapodien der Dytisciden ausführlich beschrieben. Wesentlich ist die feste Verwachsung der Coxa mit dem Metasternum und die gabelgelenkige Lagerung des Trochanter in der Coxa. Weitere für die Lokomotion wichtige Charakteristika sind nach eigenen Messungen in Tabelle 3 zusammengestellt (vgl. dazu auch Tabelle 2). Bemerkenswert ist demnach der starke Abplattungsgrad des Femur, jedoch der geringe von Tibia und Tarsus, der sehr starke Prozentanteil der Schwimmhaare an der Beinfläche, dabei aber der relativ kleine Prozentschwimmhaarflächenanteil an der Tibia, sowie der sehr große Prozentanteil des Tarsus an der Gesamtwirkungsfläche. Der Tarsus ist relativ sehr lang (s. Abb. 17).

Tabelle 3. *Meßwerte der Metapodien von Acilius sulcatus*

	Länge (mm)	Relative Länge (Prozent der Tarsenlänge)	Abplattungsgrad	Fläche der festen Glieder (mm^2)	Fläche der Schwimmhaare (mm^2)	Prozentanteil der Schwimmhaare an der Gesamtfläche
Coxa . . .	—	—	—	—	—	—
Trochanter	1,6	25	—	—	—	—
Femur . .	4,4	68	1:4,2	1,5	0	0
Tibia . . .	2,6	40	1:1,7	2,8	6,3	69
Tarsus . .	6,5	100	1:1,4	5,9	28,2	83

Die Gelenke sind verschieden differenziert. Ein Sternum-Coxa-Gelenk ist nicht vorhanden. Das Coxa-Trochanter-Gelenk ist ein extrem gut ausgebildetes Scharniergelenk, das den proximalen Beinabschnitt auf einer vorgegebenen Bahn führt. Das Trochanter-Femur-Gelenk wirkt durch die Ausbildung bestimmter Gleitflächen wie ein Scharniergelenk, eine innere Führung ist nur schwach ausgebildet. Das Femur-Tibia-Gelenk ist ebenfalls ein reines Scharniergelenk mit fester Halbkreisführung; ein breiter Anschlag stellt die Tibia in eine ganz bestimmte Ruderstellung zum Femur. Das Gelenk Tibia-Tarsusglied 1 ist eine eigenartige Kombination zwischen Kugel- und Scharniergelenk, indem

es — besonders in einer Raumrichtung — die freie Rotationsfähigkeit des ersteren und den bestimmten Anschlag des letzteren besitzt. Die Intertarsalgelenke verfügen ebenfalls über die Einstellfähigkeit eines in

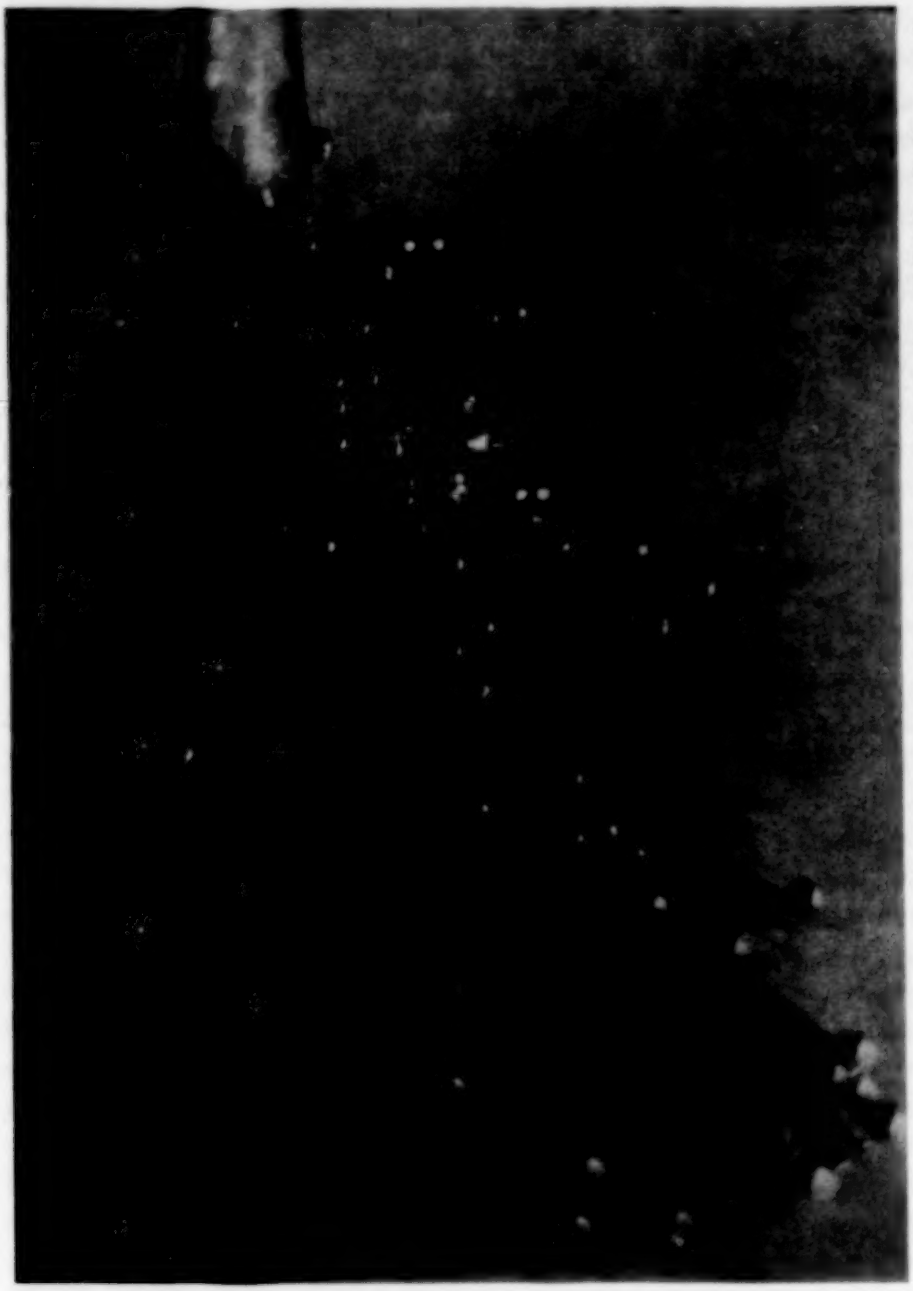


Abb. 17. Ansicht des linken Metapodiums von *Acilius sulcatus* beim Ruderschlag im Augenblick der Stellung „senkrecht zur Medianen". Blickrichtung von hinten in Richtung der Medianen, Dorsalseite des Käfers oben. Die Tarsenspitze ist infolge leichter Abbiegung im Femur-Trochanter-Gelenk etwas nach unten gebogen. Die Art der Schwimmhaarverteilung und -spreizung sowie die enorme Vergrößerung der Schlagfläche ist deutlich sichtbar. Das Foto wurde im Strömungsapparat aufgenommen (Luftblasenansatz infolge Durchströmens mit frischem, kaltem Wasser)

2 Raumrichtungen stark drehlimitierten Kugelgelenks und breite, feste Anschläge auf der gleichen Seite, jeweils etwas gegeneinander versetzt, die für Scharniergelenke typisch sind.

Die *Lage der Gelenkdrehachsen* bestimmt das vortriebserzeugende Zusammenspiel der Beinglieder. Die Trochanterdrehachse steht schräg

gegen die Trochanterlängsachse, jedoch auf der Femurlängsachse etwa senkrecht (s. Abb. 18); ihr distales Ende ist gegen die Medianebene nach außen, gegen die Transversalebene etwas nach hinten geneigt. Die Wichtigkeit dieser Stellung für die Beinführung wird unten besprochen. Der maximale Auslenkwinkel beträgt etwa 200°; normalerweise werden 120° selten überschritten. Die Drehachse des Femur-Trochanter-Gelenks steht ebenso wie die der Mesopodien etwa 45° zur gemeinsamen Längsachse geneigt und weist nach caudal-außen. Der Abbiegungswinkel beträgt ebenfalls 45—60°, erreicht aber selten das Maximum. Die Tibiadrehachse steht genau senkrecht auf der gemeinsamen Längsachse, der Auslenkwinkel, der von 45—150° geht, erreicht bei jedem Ruderschlag sein Maximum. Das 1. Tarsenglied kann um maximal 150° etwa um die Tibialängsachse rotieren, wobei aber eine Drehung über 45° nur unter Abbiegung des gekrümmten Tarsus über dorsad nach caudad möglich ist. Durch den umgekehrten Ablauf dieser Zwangskoordination kommt die Bahn des „Tarsenaufkippens" am Ende jedes Vorziehens zustande. Die Intertarsalgelenke lassen die Tarsenglieder sich um ihre gemeinsame Längsachse verkrümmen und sich jeweils gegen diese Längsachse abbiegen. In gestrecktem Zustand ist nur eine Verkrümmung um wenige Grad möglich und normal. Beim Abbiegen (Vorziehen des Beins), wobei die Winkel zwischen den Einzelgliedern mehrminder konstant und mindestens 160° sind, kann die Ebene über die Breitseiten bis um 90° verkrümmt sein. Auch hier sind die beiden möglichen Bewegungen durch Gelenkbau und beim Schlag auftretende Kräfte zwangsläufig gekoppelt: der Ablauf der Stellungsänderungen bleibt bei jedem Schlag konstant. Damit ist die anatomische Voraussetzung für die Automatie des Tarsenruders gegeben. Trochanter und Tibiadrehachse stehen zueinander parallel. Die Tibialängsachse ist das Mittellot des Tarsen-Vierteldrehkegels. Beim Ruderschlag fallen die Tarsengliederlängsachsen zusammen und stehen die Tarsenbreitflächen auf der Femurbreitfläche senkrecht. Die Tibia vermittelt mit einer Schräglage von etwa 45°.

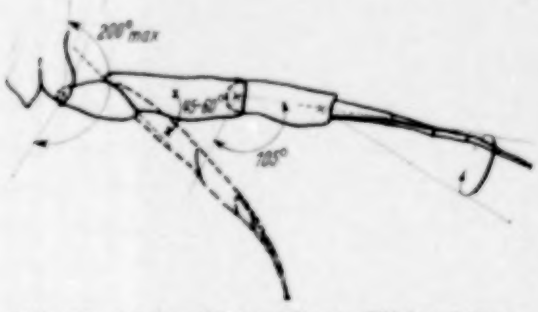


Abb. 18. Linkes Metapodium, Blickrichtung senkrecht auf die Ventralseite. Lage der Drehachsen und Bewegungsmöglichkeit der Beinglieder zueinander. ———— bzw. X Drehachsen; ----- Extremstellungen der Beinglieder. Gestricheltes Bein: Stellung nach äußerster Abbiegung im Trochanter-Femur-Gelenk; das Bein ragt aus der Papierebene nach schräg oben

Analyse der 4 Schlagphasen

Der Ruderschlag läßt sich zwanglos unterteilen in eine Streck- und eine Schlagphase, der Vorzug in eine Phase der angeschmiegten Vor-

ziehens und des Tarsenaufkippens. Zunächst sei das Wesentliche zum leichteren Überblick zusammengefaßt. *a*) *Streckphase.* — Während das Bein caudad zu schlagen beginnt, streckt sich der aufgebogene Tarsus unter Ausgleich seiner Verwindung, Spreizen der Schwimmhaare und Eindrehen in die effektive Schlaglage. Die Tibia streckt sich gegen den Tarsus, das Bein versteift sich. *b*) *Schlagphase.* — Die beiden völlig gestreckten Beine (Abb. 17) werden mit oder ohne zusätzliche Steuerungsbewegungen unter Versteifung und geringer Durchbiegung schnell caudad bewegt und etwas unter dem Abdomen gegeneinander geführt. *c*) *Angeschmiegtes Vorziehen.* — Tibia und Tarsus werden mehrminder parallel zur Medianen unter Einklappen der Tibia gegen das Femur und Zusammenfallen der Schwimmhaare nach vorne gezogen, während sich der Tarsus mit der Schmalkante von unten wieder nach schräg außen zu drehen beginnt. *d*) *Tarsenaufkippen.* — Die Tibia beginnt sich wieder gegen das Femur zu strecken, während der Tarsus sich nach hinten abbiegt, und, mit der Schmalseite nach vorne-außen durch das Wasser fahrend, allmählich aufkippt, bis er seine horizontale Krümmung nach hinten in eine vertikale nach oben umgeklappt hat und mit der Schmalkante wieder nach unten weist. Die Bewegungen sind in Abb. 19 und 20 dargestellt. Nun sollen sie genauer analysiert werden.

a) Streckphase. — Das Femur beginnt den Ruderschlag durch die Kontraktion der musculi extensores trochanteris aus einer Stellung 155° nach hinten zur Medianen (Abb. 21; Kurve 1, Meßpunkt 8, abgekürzt 1,8) und liegt dabei der Coxa an (3,8). Die Tibia ist 150° vom Femur abgebogen (5,8), der Tarsus gegen die Tibia noch um 130° (7,8). Die Glieder stehen später im Winkel von 180° und darüber zueinander; der neue Ruderschlag beginnt also schon, bevor die Außenglieder den Vorzug beendet haben. Der Tarsus ist maximal aufgebogen (8,8), ist aber mit der Spitze noch mitten im Vorzug (9,8; 14c,8); seine Gliederlängsachsen sind noch sehr stark gegeneinander abgebogen (12,8). Seine Breitflächen sind gegen die Tibia (13,8) und gegeneinander (14,8) noch stark verdreht. Trotzdem der Tarsus senkrecht auf der Medianen steht (10,8) und sich bereits stark in Ruderstellung gedreht hat (16,8) beginnen die Schwimmhaare wegen der geringen Anfangsgeschwindigkeit (2,8—9) eben erst sich zu spreizen (17,8). Mit zunehmendem Schlagwinkel (1,8—9) steigt die Schlaggeschwindigkeit sehr rasch an (2,8—9); das Bein richtet sich vorwiegend durch den sprunghaft ansteigenden Wasserwiderstand ($W = \text{prop } v^2$) in wenigen Millisekunden zur optimalen Ruderstellung aus. Während das Femur noch auf der Coxa gleitet (3,8—9), verdreht sich die Tibia unter langsamer Streckung gegen das Femur (5,8—9) schnell bis 40° zum Femur (6,8—9). Der Tarsus wird durch den Zug des Musculus flexor tarsi (7,8—9) — bei Steuerschlägen auch durch den Musculus flexor unguium — gegen die verlängerte Tibiaachse ausgestreckt (8,8—9) und gleichzeitig durch den Wasserdruck auf das

aufgebogene Tarsenende nach vorne abgebogen (10,8—9). Sobald die Schwimmhaare entfaltet werden (17,8—9), dreht er sich automatisch sehr rasch in die durch seine Gelenkausbildung vorgegebene Endstellung (etwa in Richtung der verlängerten Tibialängsachse; 8,8—10; 9,8—10; 10,9—10), wobei sich die Verbiegung der Einzelglieder völlig (12,8—10) und ihre Verwindung größtenteils (14,8—10) ausgleicht, letztere gegen

Abb. 19

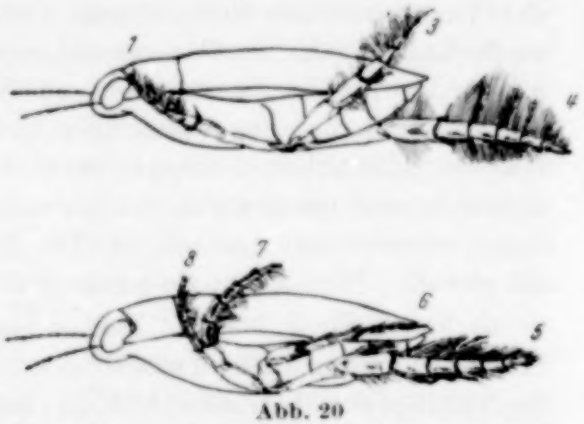


Abb. 20

Abb. 19. Ventralansicht von *Acilius sulcatus* mit den charakteristischen Beinstellungen des Ruderschlags *(1—4)* und des Vorziehens *(5—8)*. Zu beachten ist die Stellung der Breitseiten der Tarsenglieder sowie der Schwimmhaare. *1* Beginn der Streckphase. Tarsus noch nach Spitze zunehmend verwunden und aufgekippt. *2* Beginn der Schlagphase. Bein ausgesteift. *3* und *4* Schlagphase mit vollgespreizten Schwimmhaaren und leichter Tarsenabbiegung. Schlagrichtung zunehmend nach hinten-*unten*. *5* Beginn des angeschmiegten Vorziehens. Tarsenbreitseite noch senkrecht, Bein noch unter den Epipleuren, Schwimmhaare angelegt. *6* Ende des angeschmiegten Vorziehens. Tarsenbreitseite waagrecht, Bein zum Teil über den Epipleuren, Schwimmhaare in Bewegungsrichtung nachgezogen. *7* Beginn des Tarsenaufkippens. *8* Ende des Tarsenaufkippens. Das waagrecht halbkreisförmig abgebogene Bein *(7)* wird senkrecht-halbkreisförmig aufgekippt *(8)*, wobei die Schwimmhaare in Bewegungsrichtung nachgezogen werden

Abb. 20. Lateralansicht von *Acilius sulcatus*. Die Nummern der Beinstellungen entsprechen ebenso wie die Legende der Abb. 19. Der Vergleich der einzelnen Beinstellungen auf den beiden Abbildungen ergibt ein räumliches Bild des Schlagablaufs

distal verzögert (15a, b, c, — jeweils 8—10). Der Tarsus verdreht sich in seiner Längsachse bis 45° gegen die Tibia (13,8—9) und steht vor Beginn der nun einsetzenden eigentlichen Schlagphase bereits zu 90% senkrecht zur Anströmrichtung. Damit steht das Bein nahezu völlig in der optimalen Ruderstellung.

b) Schlagphase. — Das Bein wird nun schnell caudad geschlagen. Aktive Veränderungen erfolgen nurmehr bei gleichzeitiger Steuerbewegung; dabei wird das Femur gegen den Trochanter vollends aufgekippt (4,1—3). Dadurch verläuft die Schlagbahn steiler nach unten

(Kurve 11 gegen Kurve 10). Ansonsten liegen die Beinglieder fest an ihren Anschlägen. Das Bein versteift sich und drückt sich etwas durch, während es unverändert caudad bewegt wird (1,1—3), wobei es seine größte Geschwindigkeit am Ende des ersten Drittels erreicht (2,2). Wegen der unregelmäßigen Krümmung der Abdominalsternite entfernt sich das Femur etwas von der Bauchwand und nähert sich ihr wieder gegen Ende des Ruderschlags (3,1—3). Die Tibia drückt sich etwas durch (5,1—3), geht in ihrer Lage zum Femur aber nicht über 160° hinaus. Ihr Verdrehungswinkel gegen Femur und Tarsus bleibt konstant (6,1—3; 13,1—4). Die Tarsenglieder verdrehen sich jedoch weiter gegeneinander und erreichen ihren Endwert erst im 2.—3. Drittel, die distaleren Glieder wieder später (15a, b, c, 1—3). Gegen Ende des Ruderschlags nimmt der Schlagwinkel nur noch langsam zu (1,3). Wegen der geringen Geschwindigkeit (2,3) überwiegt der Zug der elastischen Häute den Wasserdruck, und die Verdrehung von Tibia (6,3—3½) und Tarsenglieder (15,3—3½) beginnt sich auszugleichen. Das ist die Einleitung zum Vorziehen, das sich ohne Pause anschließt.

c) Angeschmiegtes Vorziehen. — Das Femur, das sich beim Synchronschlag meist nicht unter 10° an die Mediane herandreht, wird durch die Musculi flexores trochanteris zunächst langsam, dann ebensoschnell wie beim Ruderschlag, vorgedreht (1,4—6; 2,4—6). Tibia und Tarsus werden in gestreckter Lage (7,3½—5) vorgezogen, ohne anfangs ihre parallele Lage zur Medianen wesentlich zu verändern. Der Femur-Tibia-Winkel verkleinert sich dabei gleichförmig (5,4—5). Das Femur entfernt und nähert sich der Bauchdecke wieder in umgekehrter Richtung (3,4—6) und wird, falls es zur Steuerung aufgekippt war, bereits im 1. Drittel völlig plangelegt. Der durch den Musculus flexor tarsi und unguium etwas ventrad abgebogene Tarsus (8,4) biegt sich durch die Gelenkhautspannung langsam wieder zurück (8,4—6). Während der Tarsus beim Ruderschlag mit seiner Breitfläche konstant senkrecht stand, dreht er sich beim angeschmiegten Vorziehen weitgehend um seine Längsachse, bis seine Breitfläche nahezu parallel der Frontalebene wird. Seine Verdrehung gegen die Tibia nimmt also stark zu (13,4—6). Gleichzeitig nimmt seine innere Verkrümmung zu und erreicht schließlich am Ende dieser Phase ein Maximum. Sie ist, auf die einzelnen Glieder verteilt, ziemlich konstant; jedoch drehen sich die distaleren Glieder horizontaler (15,3½—6). Die Anströmung erfolgt zunächst vom proximalen Ende her (16,4—5), dann zunehmend von der Schmalkante (16,5—6). Die Schwimmhaare sind zu Beginn des Vorzugs sehr rasch zusammengefallen (17,4). Die beiden Vorzugsphasen überlappen sich weitgehend; das Tarsusaufkippen beginnt schon sehr frühzeitig (5½) damit, daß sich der bisher schlaffe Musculus extensor tibiae etwas zu kontrahieren anfängt (5,5½). Dadurch verstellt die Tibia den Tarsus

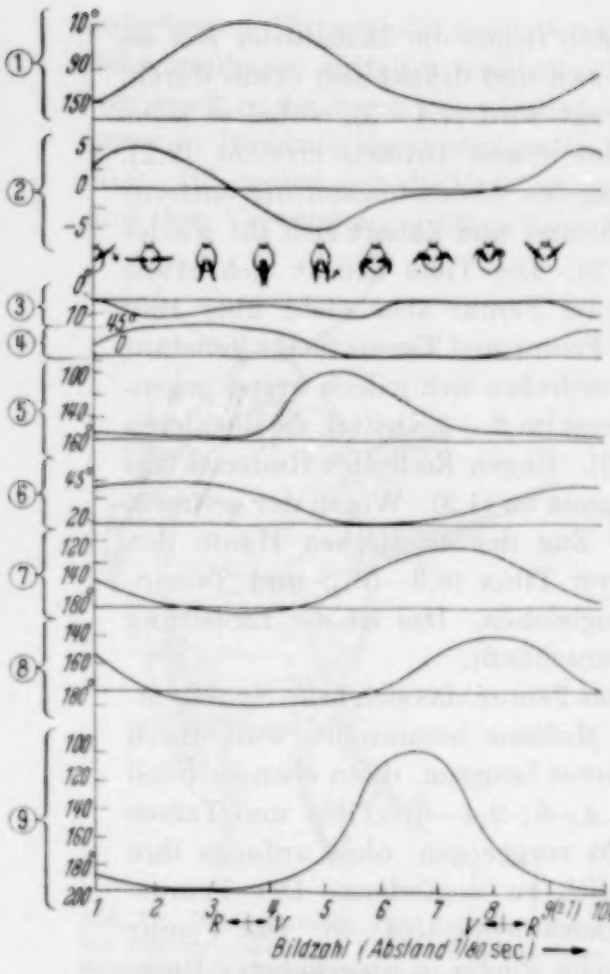


Abb. 21

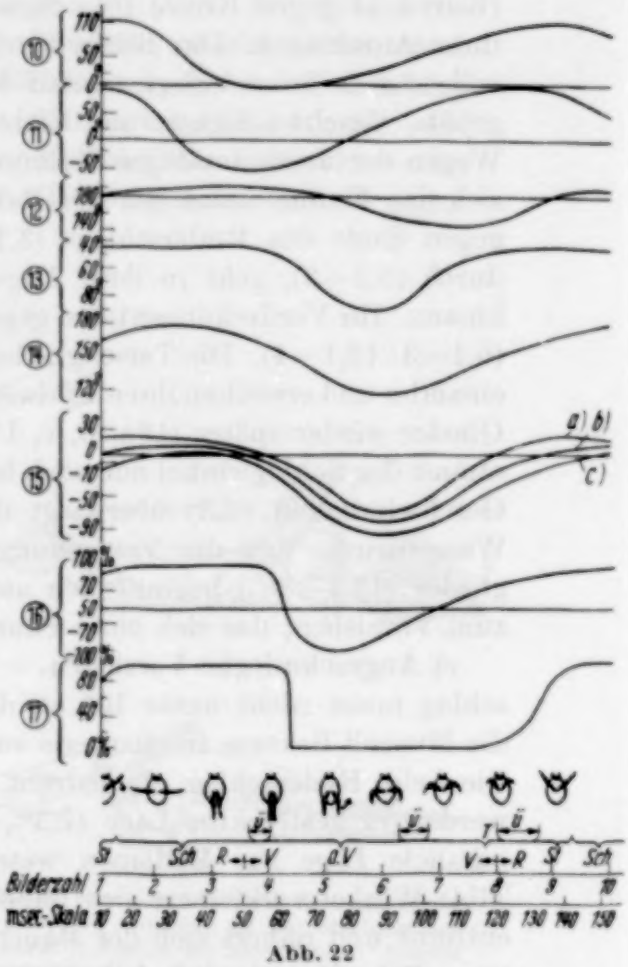


Abb. 22

Abb. 21. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Metapodien I. Kurvenkonstruktion nach Zeitlupenaufnahmen(66 Bilder/sec). *1* **Winkel der gemeinsamen Längsachse von Trochanter und Femur nach hinten zur Medianen (Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk).** *2* **Bahngeschwindigkeit von Trochanter + Femur. Winkelgrade pro msec. Erste Ableitung von Kurve 1.** *3* **Lage der gemeinsamen Längsachse von Femur und Trochanter zur jeweils überstrichenen Ventralfläche. Winkelgrade zwischen Coxa-Trochanter-Gelenk, distalem Femurende und senkrecht darunter liegendem Ventralflächenpunkt.** *4* **Anstellwinkel der inneren Femurbreitfläche zur jeweils überstrichenen Ventralfläche im Falle der größtmöglichen Abbiegung des Femur im Femur-Trochanter-Gelenk.** *5* **Kleinerer (= nach hinten weisender) Winkel zwischen Femur- und Tibialängsachse.** *6* **Verdrehungswinkel der Tibia zum Femur: Kleinerer Schnittwinkel der Breitflächenebenen von Femur und Tibia.** *7* **Kleinerer Winkel zwischen den Längsachsen von Tibia und 1. Tarsusglied. Nicht raumfest.** *8* **Auf- und Abbiegung der Tarsenglieder über und unter Tibialängsachse: Winkel der beiden aus Anfangs- und Endpunkten von Tibia und Tarsus gebildeten Strecken in Projektion auf die zur Tibialängsachse stets parallel bleibende Vertikalebene.** *9* **Rück- und Vorbiegung der Tarsenglieder vor und hinter Tibialängsachse: Winkel der beiden aus Anfangs- und Endpunkten von Tibia und Tarsus gebildeten Strecken in Projektion auf die zur Tibialängsachse stets parallel bleibende Horizontalebene. Weitere Erläuterungen bei Abb. 22**

Abb. 22. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Metapodien II. Fortsetzung von Abb. 21. *10* **Tarsusaufbiegung. Tarsuslängsachse auf Medianebene projiziert; Winkel dieser Projektion nach hinten zur Frontalebene.** *11* **wie** *10*, **jedoch unter Aufkippen des Femur im Trochanter-Femur-Gelenk um 30° (Tauchen).** *12* **Abbiegung der Tarsusglieder. Winkel der einzelnen Längsachsen der Tarsusglieder nach hinten.** *13* **Verdrehung des ersten Tarsenglieds gegen die Tibia: Kleinerer Schnittwinkel der Breitflächenebenen von Tibia und Tarsenglied 1.** *14* **Innere Verdrehung des Tarsus. Maximavergleich. Lage der proximalsten und distalsten Senkrechten zur Gliedlängsachse in Gliedbreitflächenebene zu einander.** *15* **Innere Verdrehung des Tarsus. Lage der Breitflächenebenen des 1. (a), 3. (b) und 5. (c) Tarsenglieds zur Vertikalebene.** *16* **Anströmrichtung des Tarsus. Verhältnis der Anströmung von Breitseite (über der Abszisse) zu Längsseite (unter der Abszisse).** *17* **Spreizgrad der Schwimmhaare in Prozent der wirksamen Maximalspreizung. — Unter jeder Bildnummer ist die entsprechende Beinstellung schematisch eingezeichnet.** *R* **Ruderschlag;** *V* **Vorzug;** *St* **Streckphase;** *Sch* **Schlagphase;** *a.V* **angeschmiegtes Vorziehen;** *T* **Tarsenaufkippen;** *Ü* **Phasenüberlappung**

etwas gegen seine bisherige Parallellage zur Medianen ($16{,}5^1/_2$—$6^1/_2$); der Wasserdruck biegt die Glieder in Strömungsrichtung ab, so daß der ganze Tarsus sich zu krümmen beginnt (12,5—6). Nach dem ersten Vorzugsdrittel kontrahiert sich dieser Muskel kräftiger ($5{,}6^1/_2$). Nun beginnt die nächste Phase.

d) Tarsusaufkippen. — Diese Phase dient dazu, den Tarsus frontad zu führen und in die beginnende Ruderschlagsstellung einzudrehen. Das Femur dreht sich, am Ende stark verzögert (2,6—8), weiter nach vorne (1,6—8) und schleift schließlich wieder an der Ventralseite (3,6—8). Eine eventuelle Auslenkung im Trochanter-Femur-Gelenk ist beendet (4,6—8). Der kräftige Musculus extensor tibiae spreizt die Tibia schnell gegen das Femur (5,5—7) und beginnt sie für den neuen Ruderschlag wieder dagegen zu verdrehen (6,6—8). Der Tarsus wird durch die Gelenkhautspannung des Tibia-Tarsus-Gelenks weiter abgespreizt (7,5 bis 7) und aufgebogen; die Intertarsalgelenke werden weiter eingekrümmt (12,5—7) und aufgebogen (8,5—8; 9,5—7). Die Vorzugsbahn ist schräg nach vorn-oben gerichtet (vgl. 10,4—8), was durch das Schleifen des Femur an der verschieden schrägen Ventralfläche zustande kommt. Der Tarsus ändert seine Verdrehungsrichtung (14,6) — während des Aufkippens geht er ja von der Vorzugs- in die neue Ruderschlagsstellung über —, und zwar ändert sich die innere Verdrehung ziemlich gleichförmig (14,6—8; 15a, b, c, 6—8). Gegen Ende der Vorzugsbewegung wird der Femurvorzug sehr langsam (1,7—8) und die Geschwindigkeit sehr klein (2,7—8). Auch die Tibia streckt sich kaum mehr ab (5,7—8). Zudem hat hier die Körpergeschwindigkeit ihr Minimum. Das ist sehr zweckmäßig, da ja nun der Tarsus völlig aufgekippt wird und die Anströmung wieder stark von der Breitseite erfolgt ($16{,}6^1/_2$—8). Die Tarsusbreitfläche schwingt sogar über die Senkrechte hinaus schräg nach vorne (9,6—8). Diese strömungsmechanisch ungünstigste Stellung des Vorziehens ist also zweckmäßigerweise mit der geringsten Schlag- und Körpergeschwindigkeit gekoppelt und dauert außerdem wegen des unmittelbar folgenden neuen Ruderschlags nur wenige Millisekunden. Am Ende einer Schlagserie bleiben die Beine in dieser Stellung stehen. Der Käfer wird dadurch sehr rasch abgebremst. Die in den Kurven der Abb. 21 und 22 eingezeichneten Schlagschemata sollen den Vergleich mit den Abb. 19 und 20 erleichtern.

Die Beschreibung des Beinschlags in der bisherigen Literatur trifft nicht annähernd seine Kompliziertheit. Die Darstellung der wichtigen Tarsendrehung von Roth (1909) ist unrichtig: Die beim Vorziehen nach vorne gerichtete Tarsenschmalkante wird vor dem Ruderschlag nicht nach oben, sondern nach unten-außen gedreht, die beim Vorziehen nach unten weisende Tarsenbreitseite wird damit nicht nach vorne, sondern nach hinten gedreht. Femur, Tibia und Tarsus haben beim Ruderschlag einen bestimmten Anstellwinkel zur Richtung des Wasser-

drucks; der Tarsus weist nach oben, das Femur und die Tibia nach unten. Es gilt das Schema der Abb. 23 für die Maximaldrehung (modifiziert nach AMANS aus ROTH).

Diskussion der Beinschlagkurven. — a) Die Entfernungen Min.-Max. und Max.-Min bei K 1 sind 73 und 87 Einheiten: *R*uderschlagszeit zu *V*orzugszeit verhalten sich wie 1:1,2 (*R*/*V*-Verhältnis). b) Der positive und negative Teil von K 2 schließt mit der Abszisse etwa die gleiche Fläche ein; die Abszissenabstände der Kurvenmaxima sind gleich lang: Die Durchschnittsgeschwindigkeit ist bei Ruderschlag und Vorzug etwa gleich; die erreichten Maximalgeschwindigkeiten sind gleich groß. c) K 2 läuft sehr flach aus (2,6—8); K 8 fällt dabei steil ab (8,6—8): Gegen Ende des Vorzugs ist die Schlaggeschwindigkeit sehr gering; hauptsächlich hierbei wird der Tarsus aufgekippt und die Tibia verdreht. d) K 5 verläuft zwischen 4 und 5 angenähert gerade: der Musc. flex. tib. kontrahiert sich erst spät, der Tarsus wird zunächst „angeschmiegt" vorgezogen. e) K 8 hat bei 6 eine Nullstelle: Das Tarsenaufkippen beginnt schon während des angeschmiegten Vorzugs. f) K 10 und K 11 sind in etwa ähnlich, aber gegeneinander versetzt: Beim Femuraufkippen (Vertikalsteuern) ist die Schlagbahn ähnlich, aber steiler. g) K 15a, b, c erreichen ihre Maxima nacheinander; ihr Anstieg (6—10) ist jeweils flacher, ihre Maxima liegen jeweils höher: Die Rückzugskraft greift am proximalen Tarsenende an. Der Tarsus muß „abgerollt" werden wie eine Peitsche beim Knallen; die proximalen Glieder erreichen eher die gestreckte Lage; die Gelenkanschläge sind gegeneinander so verdreht, daß sie die äußeren Glieder beim Ruderschlag in anderer Richtung gegen die Vertikalebene verdreht fixieren als die inneren. h) K 15a, b, c nähern sich zwischen 2 und 4 stark und laufen auch sonst nur wenig divergierend: Beim Hauptruderschlag ist die Verdrehung gegeneinander minimal, aber auch sonst (außer in der Phase des Aufkippens) nicht sehr groß.

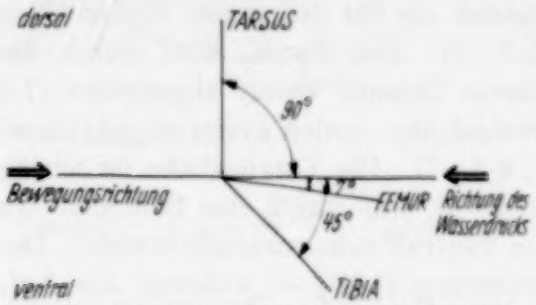


Abb. 23. Stellungsschema der Beingliedbreitseiten beim Ruderschlag (nach AMANS aus ROTH). Alle Glieder haben einen bestimmten Anstellwinkel zur Richtung des Wasserdrucks, jedoch dreht sich der Tarsus nach der entgegengesetzten Seite

Beziehungen zwischen Bau und Funktion

Die Verwachsung der Coxa mit dem Metasternum ermöglicht eine kraftvolle, immer gleichgerichtete Schubbewegung. — Da die Einstellung der Ruderfläche weitgehend automatisch erfolgt, muß die Beinschwingung raumkonstant ablaufen. Eine gegen äußere Kräfte erzwungene Schwingung mit konstanter Bahn muß aber in Führungen verlaufen, die die von diesen Kräften induzierten Momente abfangen. Das Käferbein darf sich beim Ruderschlag also nicht verändern und muß streng in einer bestimmten Bahn gehalten werden. Das erstere geschieht durch die automatische Beinversteifung, das letztere in mehrerlei Hinsicht durch die Coxaverwachsung. Einerseits entfällt ein für die vorgegebene Bewegung unbrauchbares Kugelgelenk und wird durch das bestens

geeignete sekundäre Scharniergelenk zwischen Coxa und Trochanter ersetzt. Andererseits erübrigt die infolge der Coxaverwachsung fixierte Schlagbahn das System der basalen Steuerungsmuskeln des normalen Insektenbeins. Fast alle diese Muskeln sind funktionell ein einziger, äußerst kräftiger Beinstrecker geworden (s. KORSCHELT 1923 und BAUER 1910). *Die Bahnfixierung ermöglicht also die Lieferung einer möglichst großen, immer gleichgerichtet bleibenden Ruderschlagskraft auf Kosten der durch die freie Coxa sonst vorhandenen Steuerfähigkeit.* Von der Kraftentwicklung ist wieder die Lokomotionsgeschwindigkeit und damit der „Umweltradius" abhängig. Je größer schließlich die überstrichene Fläche ist, desto größer ist die Chance des Beutefindens (Selektionsfaktor). So ist die Coxaverwachsung als Grundlage für die Bahnfixierung und damit Verstärkung des Schubimpulses zweifellos die wichtigste der vielen Anpassungserscheinungen bei den Dytisciden.

Für die Konstanz der Schlagbahn sorgen ventrale Gleitflächen. — Die Schlagbahn verläuft etwa flach-viertelkegelförmig so, daß der Käferschwerpunkt im vorderen Teil des Drehkegels liegt, und daß während des Hauptruderschlags ihr flacher Kegelmantel die Ebene durch den Schwerpunkt, parallel zur Frontalebene, sehr flach schneidet. Der Hauptschub erfolgt also angenähert in der horizontalen Schwerpunktsebene, trotzdem die Extremstellungen des Tarsus wesentlich darüber und darunter liegen. Das heißt: Bei der synchronen Kontraktion der Beinbeuger bewegt sich der Käfer *automatisch geradlinig horizontal vorwärts.* Die Führungsfläche für diese Schlagbahn ist die gewölbte Ventralseite des Käfers, auf der das Femur gleitet. Die Trochanterdrehachse steht nach der beschriebenen Orientierung durchschnittlich senkrecht auf der gewölbten Ventralseite, Trochanter und Femur sind so gegeneinander abgebogen, daß sie die Wölbung allseits berühren, und die Femurinnenfläche ist ganz genau an die Coxawölbung und gut an die durchschnittliche Wölbung des Abdomens angepaßt. So hat der proximale Teil des Beins in jeder Schlagstellung Berührung mit der Leitfläche; kleine Verschiedenheiten werden durch die nicht ganz starre Trochantereinlagerung ausgeglichen. Wenn bei langsamer geradliniger Bewegung nur geringe Scherungskräfte auf das Bein wirken, genügt die Führung im Coxa-Trochantergelenk, und das Femur schleift — besonders in den letzten beiden Schlagdritteln — nicht auf den Gleitflächen.

Der Tarsus ist ein selbständig sich steuerndes Ruderorgan. — Infolge der Bahnkonstanz wirken bei jedem Beinschlag die gleichen äußeren Kräfte. Sie werden durch eine entsprechende Formgebung des Tarsus zu seiner automatischen Einstellung ausgenutzt. Folgende Gegebenheiten wirken dabei zusammen und sorgen gleichzeitig für größtmöglichen Schub und geringsmöglichen Gegenschub: Ausbildung von Schwimm-

haaren, Gestalt und Abplattung der Tarsusglieder, Verdrehungsmöglichkeit um die Tarsenlängsachse gegen die Tibia, Verwindung und Gelenkanschläge, Form der Schlagbahn und Zusammenspiel des Femur-Tibia-Gestänges, Gelenkhautspannung und Geschwindigkeitsverteilung. Zu Beginn des Ruderschlags spreizen sich die sehr leicht beweglichen Schwimmhaare mit wenigen Millisekunden Verzögerung. Der obere Schwimmhaarsaum ist wesentlich stärker ausgebildet als der untere (s. Abb. 17). Der entstehende einseitig größere Schub dreht den Tarsus sofort nach Schlagbeginn um die Längsachse in Arbeitsstellung, stellt also auch seine Breitfläche selbsttätig gegen den Wasserdruck. Die Tarsenglieder drehen sich bis zu den Gelenkanschlägen. Da diese um die Längsachse etwas gegeneinander versetzt sind, ist der ganze Tarsus nach außen zunehmend leicht verwunden. Dadurch erhöht sich die Stabilität des Beines gegen Durchbiegung durch den Wasserdruck. Die Schlaggeschwindigkeit ist am größten, wenn das Bein senkrecht zur Medianen steht; die große eingesetzte Kraft wird dadurch am besten ausgenutzt (s. unten). Da der Vorzug fast ebensoschnell wie der Ruderschlag erfolgt, kann der auftretende Gegenschub nach $W = \text{prop}\, F \cdot v^2$ nur durch Verkleinern der Schlagfläche F (Längsvorziehen mit angelegten Schwimmhaaren) und Verringerung des Hebelarmes („angeschmiegtes Vorziehen") gering gehalten werden. Dabei dreht die Gelenkhautspannung die Tarsenschmalkante wegen des nun fehlenden Druckes gegen die Breitseite von unten nach schräg außen, wobei sich der Tarsus in entgegengesetzter Richtung verdreht. So wird das Tarsenaufkippen vorbereitet, ohne daß dabei der Gegenschub im geringsten zunimmt, denn der Tarsus dreht sich ja nur um die längsvorgezogene Längsachse. Beim Aufkippen selbst sind die Verhältnisse umgekehrt: Die Fläche F wird wieder vergrößert und weiter vom Körper abgestreckt, der Gegenschub kann also nur durch kleine Geschwindigkeit v klein gehalten werden. Tatsächlich haben Bein- und Körpergeschwindigkeit hier ihr Minimum. Damit die den Tarsus einstellende Widerstandskraft des umgebenden Wassers sofort mit Beginn des neuen Ruderschlags angreifen kann, wird der Tarsus schon beim späten Vorzug durch die Aufkippbewegung wieder senkrecht gestellt. Dies geschieht beim langsamen Schwimmen allein durch die Gelenkhautspannung, die sich nun erst ($v = \min$) völlig ausgleichen kann und den Tarsus so weit dreht, bis sich ihre Torsionskraft und die restliche Gegenschubkraft die Waage halten. Nur wenn beim schnelleren Schwimmen der Gegenschub nicht genügend absinkt, wird sie durch den Tarsenmuskel unterstützt. Der Tarsus kippt dann nicht so weit auf und streckt sich dafür schneller. So stellt sich das Tarsenruder, geführt vom Femur-Tibia-Gestänge unter dem Einfluß eines ungleich starken, antagonistischen Kräftepaares (Wasserwiderstand-Gelenkhautspannung) nahezu völlig selbst-

tätig so optimal ein, daß der Ruderapparat mit einem bemerkenswert hohen Wirkungsgrad arbeitet. Im nächsten Kapitel wird dies noch ausführlich diskutiert.

Der zeitliche Ablauf der Bewegung

Für einen schnellen Schlagablauf bei 7,5 Hz dauert die gesamte Beinschwingung (nach Abb. 21) 133 msec. Die Gesamtzeit der einzelnen Schlagphasen wird größer sein, da sie sich mehrminder überlappen: Der gesamte Ruderschlag dauert 67 msec, der gesamte Vorzug 86 msec, die Überlappungszeit 20 msec. Im einzelnen dauert die Streckphase 21 msec; sie grenzt an die Schlagphase (46 msec), die sich auf 6,5 msec mit der folgenden Phase des angeschmiegten Vorziehens (53 msec) überlappt. Das Tarsusaufkippen beginnt schon 8,5 msec vor Ende des angeschmiegten Vorziehens und dauert 42 msec, wovon die letzten 12 msec schon in den Beginn des nächsten Ruderschlags fallen. Die Hauptschubzeit beträgt nur 30—40 msec, so daß nur während etwa 25% der Schwingungszeit wesentlicher Vortrieb geleistet wird.

VI. Das Schwimmen

1. Die Dynamik des Schwimmens

Vortriebserzeugung

Als Schlagwinkel α sei der Winkel zwischen den extremen Stellungen eines Beinschlags definiert, als Auslenkwinkel β der Winkel nach vorne zur Medianen. Der senkrecht zur Ruderfläche F im Flächenmittelpunkt M angreifenden Ruderschlagskraft K (Abb. 24) entspricht eine im Wasser induzierte entgegengesetzt gerichtete theoretisch gleichgroße Gegenkraft K', die sich in eine Vortriebskomponente V in Richtung der Medianen und eine Seitentriebskomponente S senkrecht zur Medianen zerlegen läßt. Beim synchron schlagenden Beinpaar sind die beiden Komponenten jeweils gleich; es entsteht ein resultierender Vortrieb $+V_r+V_l=2V$, während sich die entgegengesetzt gerichteten Seitentriebe $+S_r-S_l=0$ aufheben (Stellung I, Abb. 24). Durchläuft das Bein die Senkrechtstellung zur Medianen (II.), so ist $K'=V$, während die Seitentriebe verschwinden. Hinter dieser Stellung (III.) springt die Richtung der Seitentriebe um. Die Größen der Kräftekomponenten ändern sich mit dem Auslenkwinkel. Es fragt sich, wie der Käfer durch die Geschwindigkeitsverteilung beim Ruderschlag dem Rechnung trägt; das Maximum der Schlaggeschwindigkeit läge offensichtlich am günstigsten bei Stellung II. Zur Klärung dieser Frage dienten eine große Anzahl von Stroboskopaufnahmen. Die Aufnahme Nr. 5/37 (Abb. 25) eines in jeder Hinsicht normalen Ruderschlags soll hier ausgewertet werden. Die 31 geblitzten Beinstellungen (Abstand $^1/_{220}$ sec) ergeben 31 Meßpunkte für eine *Zeit-Weg-Kurve* ($s-t$), zu deren Konstruktion die überstrichenen Winkel gegen die Zeit aufgetragen werden (Abb. 26, Schlagwinkel 120°, Auslenkwinkel 60—180°). Durch graphische Differentiation wird daraus die *Geschwindigkeits-Zeit-Kurve* ($v-t$) und die *Beschleunigungs-Zeit-Kurve* ($b-t$) gewonnen. Setzt man in der Widerstandsgleichung den Ausdruck $^1/_2 \cdot \varrho \cdot c_w \cdot F = 1$, so ist in diesem Fall $W = K' = v^2$. Die *Kraft-Zeit-Kurve* ($K'-t$) ist somit die quadrierte ($v-t$)-Kurve. Die Vortriebskomponente V von K' ändert

sich nach $V = p \cdot K' = \sin\beta \cdot K'$. Da $v \neq$ const, ist die *Auslenkwinkelsinus-Zeit-Kurve* ($\sin\beta - t$) keine reine Sinuskurve, sondern verzerrt. Sie wurde punktweise konstruiert, indem über jede Zeiteinheit der Sinus des sich dabei aus der ($s-t$)-Kurve ergebenden Winkels aufgetragen wurde. Setzt man den Unterschied ihrer Extremwerte in der Zeichnung $= 1$, so ergibt die Kurve die Änderung des Proportionalitätsfaktors $p = \sin\beta$ in der Zeit. Durch punktweise Konstruktion ergibt sich schließlich aus der ($K'-t$)- und der ($\sin\beta - t$)-Kurve die gesuchte *Vortriebs-Zeit-Kurve* ($V-t$). In gleicher Weise läßt sich aus der Beziehung $S = \cos\beta \cdot K'$ die *Seitentriebs-Zeit-Kurve* ($S-t$) finden. Schließlich ergibt sich die *Kurve der Vortriebsleistung in der Zeit* ($L-t$) nach $L = V \cdot v$ aus der ($V-t$)- und der ($v-t$)-Kurve (Abb. 27). Die resultierenden Kurven sind Relativkurven; die zugehörigen Einheiten seien wie folgt definiert: Das bei der zu 4 Winkelgraden pro $^1/_{220}$ sec berechneten durchschnittlichen Schlaggeschwindigkeit $v_\varnothing$ erreichte K' wird als Einheit $= 1$ gesetzt, ebenso die bei $v_\varnothing$ und K' erreichte Leistung $L = v_\varnothing \cdot K'$.

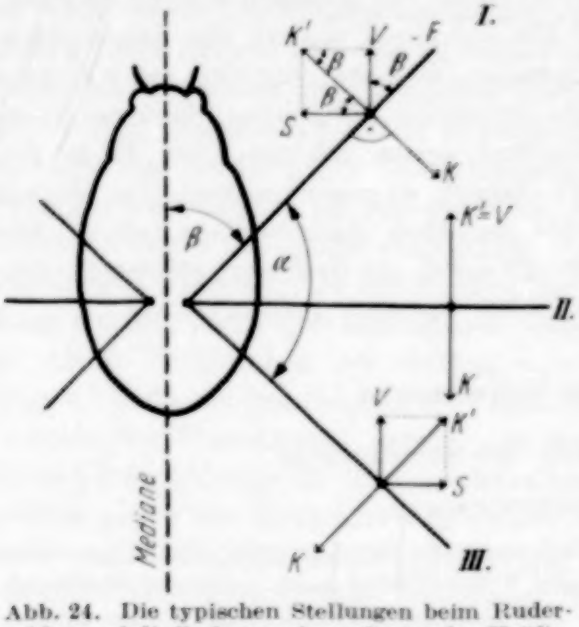


Abb. 24. Die typischen Stellungen beim Ruderschlag und die Zerlegung der auftretenden Kräfte. Erklärung im Text

Kurvendiskussion. — Das Beschleunigungsmaximum des Ruderschlags liegt 28%, das Verzögerungsmaximum 68% der Schlagzeit vom Schlagbeginn entfernt. Die Nullstelle der ($b-t$)-Kurve liegt bei 40°. Das heißt, die Maximalgeschwindigkeit wird annähernd bei der Hälfte der Schlagzeit erreicht, bei einem Auslenkwinkel von 117°, entsprechend einem Teilschlagwinkel von 57°; das sind vom Gesamtschlagwinkel rund 48%. Das Schubmaximum liegt bei $\beta = 110°$, das Geschwindigkeitsmaximum bei $\beta = 117°$. Das letztere läge wie erwähnt am günstigsten bei $\beta = 90°$, da die größte Kraft der Musculi flexores trochanteris nach $K = \text{prop}\, v^2$ gerade hier entfaltet und gleichzeitig bestmöglichst in Schubkraft umgewandelt wird ($K' = V$ und $S = O$ für $\beta = 90°$). Allerdings hätte das Bein dann nur 30° zur Beschleunigung auf Maximalgeschwindigkeit (gegen 110° zur Verzögerung auf 0) zur Verfügung, und das reicht offensichtlich nicht aus. Die gemessenen Winkel sind 57° und 63°; während der zur Verzögerungszeit etwa gleichlangen Beschleunigungszeit überstreicht das Bein also $57 \cdot 100 \cdot 120^{-1} = 47{,}5\%$ des Schlagwinkels (s. oben). Trotz der Verschiebung des Geschwindigkeitsmaximums um 27° hinter die optimale Lage werden hierbei, wie aus den Kurven ersichtlich, noch 90—93% von K' in V umgewandelt, so daß die größte auftretende Muskelkraft sehr gut ausgenutzt ist.

Zudem wird beim schnellschwimmenden Tier das Geschwindigkeitsmaximum noch weiter nach vorne, die Optimallage infolge der Tarsen-

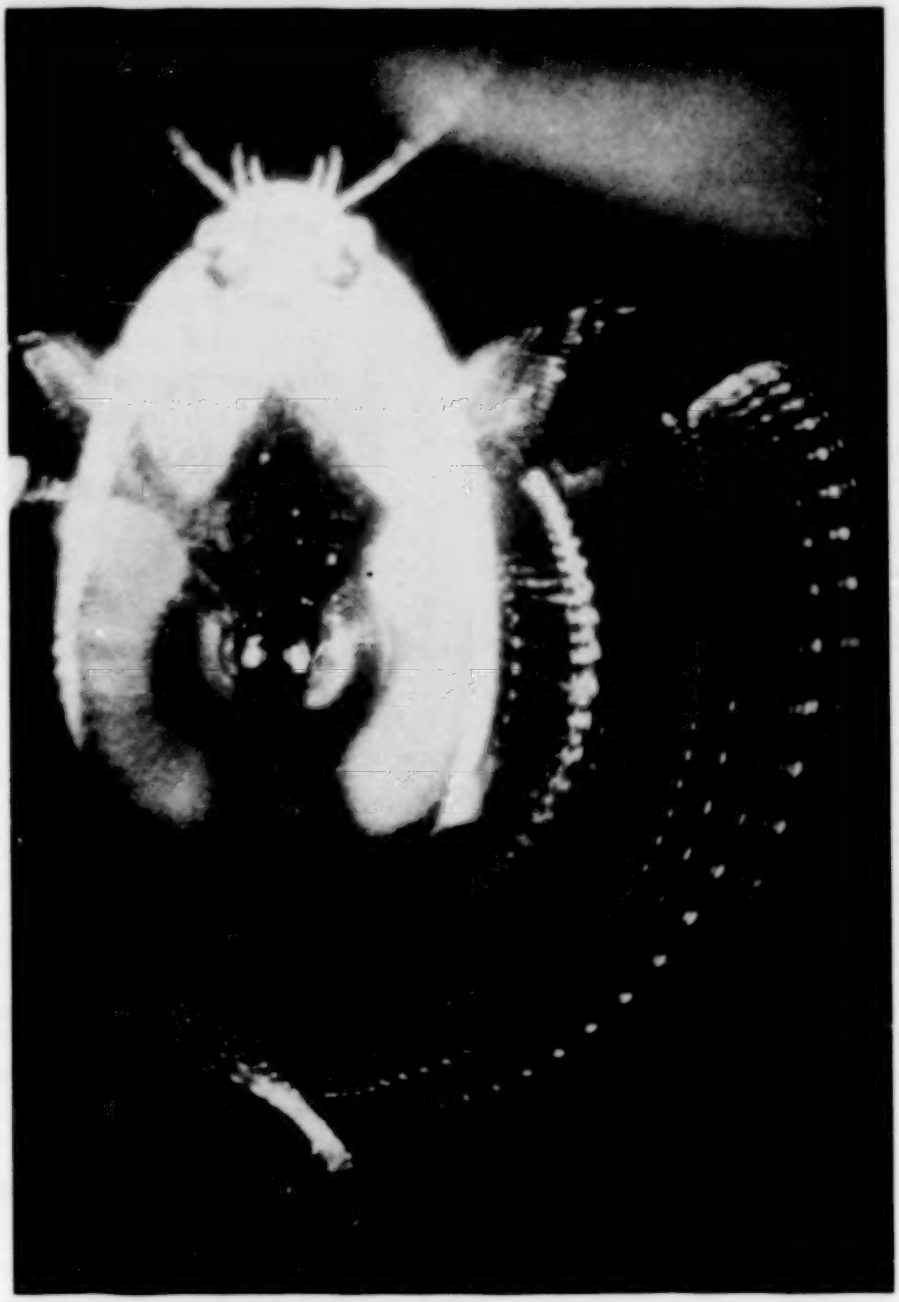


Abb. 25. Die Stroboskopaufnahme 5/37, nach der die Kurven der Abb. 26 und 27 konstruiert wurden. Blitzabstand 1/220 sec

abbiegung (s. unten) jedoch über 90° hinaus weiter nach hinten verschoben, was beides eine noch bessere Ausnutzung ergibt.

Da sich Anfang und Ende eines meßbaren Schubs nicht definieren lassen, sei der Begriff der „Halbwertsschubzeit" eingeführt; es ist die

Zeit, die vom Erreichen des halben Maximalschubs bis zum Abfallen auf halben Maximalschub vergeht. Sie beträgt im Beispiel 40 msec, d. h. 31% der gesamten Ruderschlagszeit. Währenddessen durchläuft das Bein einen Auslenkwinkel von 80—140°; K' wird dabei von 98% über 100% bis 70% zur Schuberzeugung ausgenutzt! Der Seitentrieb S

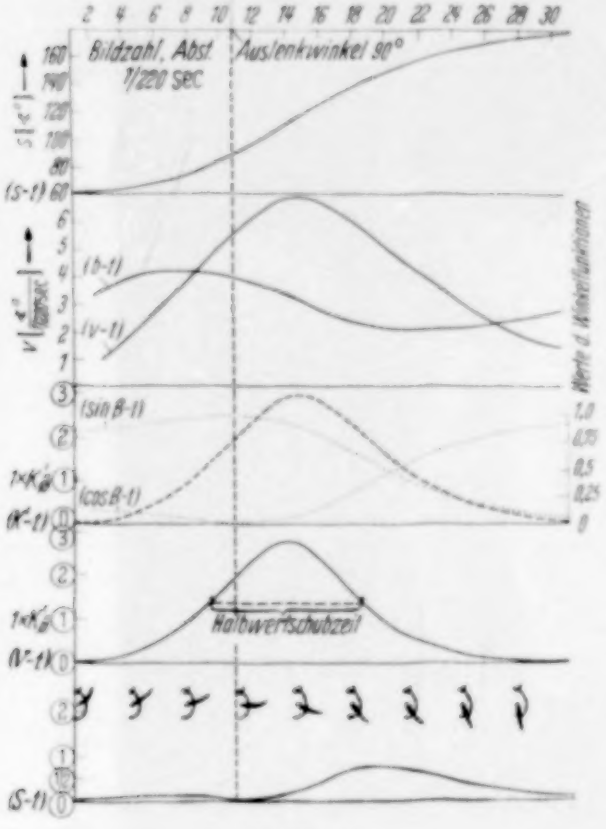


Abb. 26

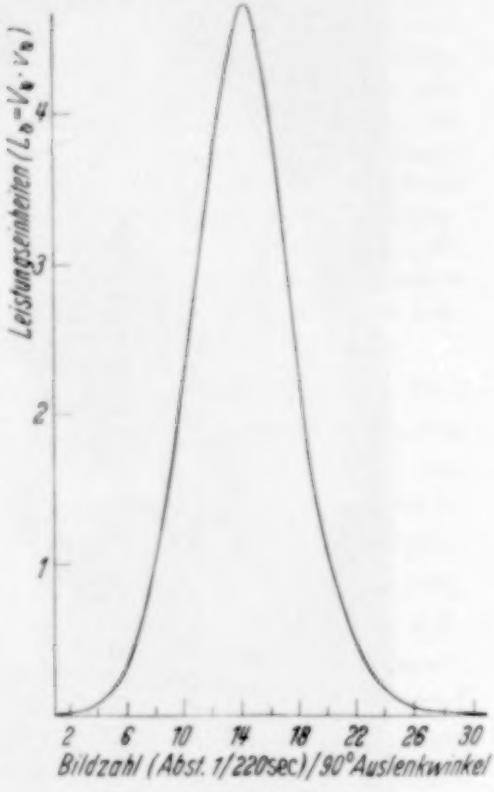


Abb. 27

Abb. 26. Kurvenmäßige Auswertung der Stroboskopaufnahme 5/37 zur Konstruktion der Änderung des Vor- und Seitentriebs in der Zeit. Erklärung im Text

Abb. 27. Der Leistungsverlauf beim Ruderschlag nach der Stroboskopaufnahme 5/37. Erklärung im Text

steigt zunächst schwach an, wird bei 90° gleich Null, worauf er stärker ansteigt, bei 145° sein Maximum hat und bis 180° wieder auf 0 abgesunken ist. Wenn der Seitentrieb gegen das Maximum geht, wird der Vortrieb allmählich unökonomisch. Tatsächlich endet hier seine Halbwertschubzeit. Die Seitentriebe heben sich beim Synchronschlag auf und dienen beim Asynchronschlag zur Horizontalsteuerung. Die (L—t)-Kurve schließlich zeigt, daß die Vortriebsleistung sprunghaft ansteigt, bei v_{max} ihr Maximum hat und während der letzten 25% der Schlagzeit auf unter 4% ihres Maximalwertes sinkt. K'_{max} erreicht den 3fachen Wert der oben definierten Krafteinheit K'_{σ}; V_{max} den 2,75fachen Wert, S_{max} schließlich nur den 0,75fachen. L_{max} ist $4{,}7 \cdot L_{\sigma}$. Die Maxima

von $(K'-t)$ und $(V-t)$ fallen *nicht* zusammen; die letztere Kurve zeigt den Verlauf des tatsächlich resultierenden Schubs als Funktion der Ruderschlagszeit, oder, über die $(s-t)$-Kurve, als Funktion des Auslenkwinkels. In Abb. 28 sind die $(s-t)$- und $(v-t)$-Kurven eines normalen Schlags mit der Ruderschlagsdauer 140 msec ($f = 3-3{,}5$; Stroboskopaufnahme Abb. 25) und eines schnellen Schlags von 82 msec ($f = 6$ Hz) gegenübergestellt. Der schnelle Schlag beginnt 15° weiter vorne, seine Spitzengeschwindigkeit übersteigt die des Normalschlags um das 1,8fache. Die Maximalleistung steigt dabei auf das 12fache, die Durchschnittsleistung auf das 7fache. Vom energetischen Standpunkt sind schnelle Schläge also unrentabel. Ich diskutiere diesen Punkt noch ausführlich.

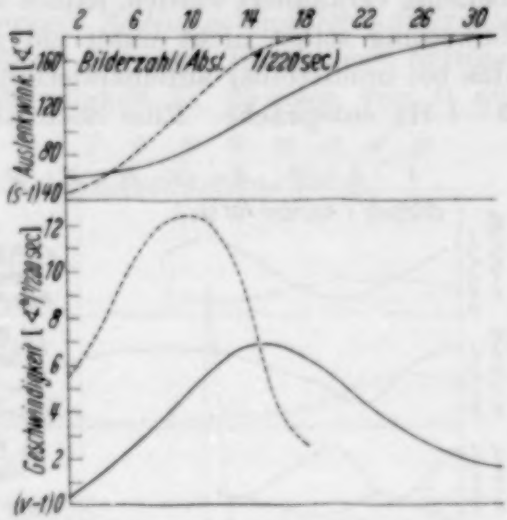


Abb. 28. Die Weg-Zeit- und Geschwindigkeits-Zeit-Kurven eines Normalschlags (ausgezogene Kurve; Ruderschlagsdauer = 31 $\times 220^{-1}$ sec = 140 msec; $f \approx 3-3^1/_2$) und eines schnellen Schlags (gestrichelte Kurve; Ruderschlagsdauer = 18 · 220^{-1} sec = 82 msec; $f \approx 6$ Hz). Siehe den Text!

Schwimmgewohnheiten und Schwimmgeschwindigkeiten

Acilius verharrt oft stundenlang in der Ruhestellung. Unter Wasser klammert er sich meist nur mit den langen Ungues der gestreckten Mesopodien fest und reguliert den Abdominalauftrieb so, daß er waagrecht steht. An der Oberfläche stützt er sich mit der Abdomenspitze und den Metatarsenspitzen in Form eines gleichseitigen Dreiecks (lagestabilstes Dreieck!) am Oberflächenhäutchen (Abb. 29). Die Metatarsen sind dabei viertelkreisförmig nach oben gebogen. Diese „Ruhestellung" wird zu Beginn jedes langsamen Schlages einmal durchlaufen. Beim Schwimmen zieht *Acilius* normalerweise nur mit geringer Geschwindigkeit (3—10 cm/sec) mit gleichmäßigen Ruderbewegungen von geringer Amplitude und Frequenz große Kreise dicht unter der Wasseroberfläche. Die Mesopodien schlagen mit.

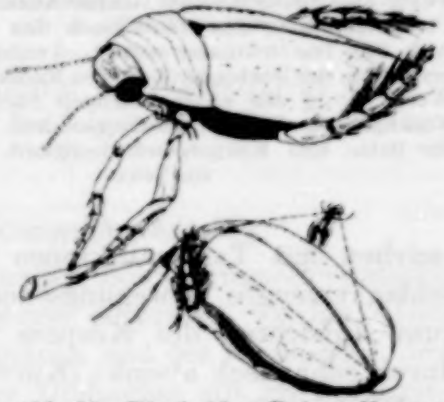


Abb. 29. Die beiden Ruhestellungen von *Acilius sulcatus*. Oben unter Wasser, an Mesopodien schwebend; unten in Atemstellung an der Wasseroberfläche, von schräg hinten gesehen. Erläuterung im Text

Das Verhältnis der Ruderschlags- zur Vorzugszeit („R/V-Verhältnis") ist zumeist kleiner als 1, d. h., der Vorzug erfolgt etwas langsamer.

Dabei ist die Körpergeschwindigkeit gering und schwankt in mäßigen Grenzen (Extreme 2,5:1; Abb. 30, Kurve 1). Die Schlagfrequenz kann beliebig verkleinert werden, jedoch sinkt die Geschwindigkeit der Schlagbewegung selbst nicht unter ein gewisses Minimum (etwa Kurve 1), das bei unmittelbar aufeinanderfolgenden Schlägen einer Frequenz von 3—4 Hz entspräche. Eine noch kleinere Frequenz erreicht der Käfer durch besonders langsames Tarsenaufkippen, sowie durch eine anschließende Schlagpause (Kurve 2), wobei die in Ruhestellung abgespreizten Tarsen die Körpergeschwindigkeit bis nahe Null bremsen (Extreme 10:1 und darüber), bevor der neue Ruderschlag einsetzt. Eigenartigerweise kann der Käfer bisweilen mit relativ hoher Frequenz und normaler Amplitude schlagen, ohne über eine sehr geringe Körpergeschwindigkeit hinauszukommen (Kurve 3). Dabei wird der Tarsus beim Ruderschlag nicht oder beim Vorziehen verfrüht gestreckt, so daß der Gegenschub annähernd gleichgroß gegen den Schub wird. Der Zweck dieser seltenen Bewegung ist unverständlich. Beim Auftauchen mit Tarsenaufkippen wird die durch einen heftigen Ruderschlag erzeugte Bewegungsenergie in der unten beschriebenen Weise zum Aufrichten des Körpers verwendet, dessen Geschwindigkeit dadurch sehr rasch absinkt (Kurve 4).

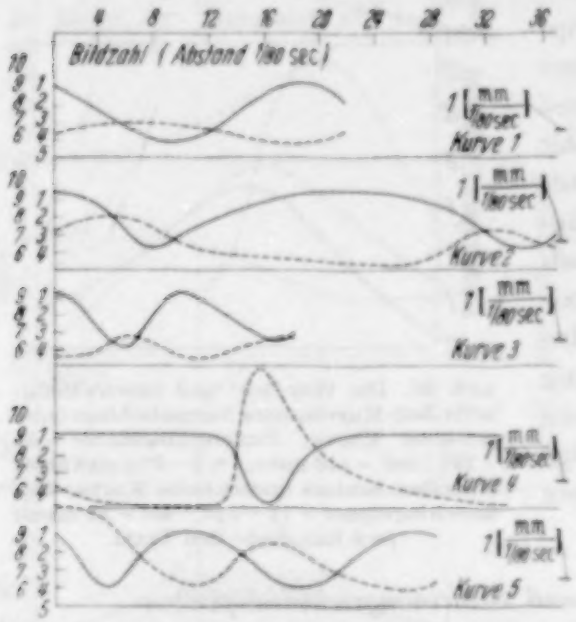


Abb. 30. Beingeschwindigkeit (ausgezogene Kurven) und Körpergeschwindigkeit (gestrichelte Kurven) bei verschiedenen Bewegungstypen. Erläuterung im Text. Der Beinschlag ist in eine Anzahl typischer Stellungen aufgelöst (etwa nach den Figuren in Abb. 22). Die Ordinatenwerte 1—5 entsprechen der ersten bis der letzten Stellung des Ruderschlags, die Werte 6—10 den entsprechenden Stellungen des Vorzugs. Die Geschwindigkeitseinheit rechts gilt für Bein- und Körpergeschwindigkeit. Erklärung im Text

Eine größere Schwimmgeschwindigkeit (10—30 cm/sec) entfaltet *Acilius* nur kurze Zeit beim Beutefang und bei Störung. Die Mesopodien werden bei sehr schneller Bewegung nur zur Steuerung kurzzeitig ausgelenkt. Amplitude und Frequenz der Beinschwingung sind groß; die Tarsi können caudal bis zur Berührung zusammengeführt werden. Das *R*/*V*-Verhältnis geht gegen 1; der Vorzug erfolgt auf Kosten des vollständigen Tarsenaufkippens fast ebensoschnell wie der Ruderschlag. Beim Schnellschwimmen folgen die Schläge ohne jede

Pause aufeinander, die Geschwindigkeit wird eher durch Veränderung des Schlagwinkels (Amplitude) als der Frequenz variiert. Die Geschwindigkeit schwankt deutlich (Extreme etwa 4 : 1, Kurve 5). Außerordentlich hohe Geschwindigkeiten erzielt *Acilius* schließlich kurzfristig mit den „Fluchtschlägen" bei plötzlicher Störung. Ein äußerst heftiger Ruderschlag läßt die Körpergeschwindigkeit in 25 msec von 0 auf 16 mm pro $^1/_{80}$ sec anschnellen! Sie fällt in der gleichen Zeit auf fast ein Drittel des Maximalwerts ab, und zwar in der Hauptsache infolge des Rumpfwiderstands, da die Beine währenddessen unverändert nach hinten ausgestreckt bleiben (Abbildung 31). Meist geht der nachfolgende normale Vorzug in eine lange Schlagpause über, so daß die Geschwindigkeit wieder auf 0 absinkt. Ein einziger derartiger Schlag dauert insgesamt etwa 125 msec und fördert 60 mm, was einer Geschwindigkeit von 50 cm/sec entspricht. Das ist die höchste, überhaupt erreichbare Geschwindigkeit. *Acilius* kann die verschiedenen Parameter der Schwimmgeschwindigkeit, Frequenz, Amplitude, Pausen, Tarsenstellung usw. in äußerst mannigfaltiger Weise koppeln, so daß eine bestimmte Geschwindigkeit auf verschiedene Art eingestellt werden kann. Im folgenden sollen diese Parameter diskutiert werden.

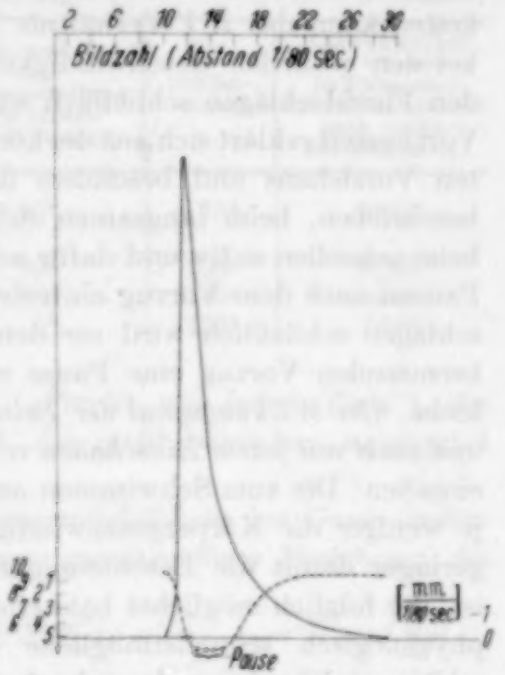


Abb. 31. Beingeschwindigkeit (– – –) und Körpergeschwindigkeit (———) beim Fluchtschlag. Legende wie in Abb. 30. Erklärung im Text

Die Parameter der Schwimmgeschwindigkeit

Amplitude und Frequenz. — Für schnellere Schwimmgeschwindigkeit muß pro Zeiteinheit eine größere Energie eingesetzt werden. Diese Leistung ist proportional dem Schlagwinkel α und der Frequenz f, denn für einen Punkt im Abstand 1 von der Drehachse gilt im Falle einer Schwingung mit der Schwingungszeit T: $K' = p \cdot v^2$, und da in diesem Fall $v = \omega$, gilt $K' = p \cdot \omega^2$. Die Leistung beträgt $L = p \cdot \omega^3$. Da aber $\omega = \alpha/T$ und $T = 1/f$, gilt $\omega = \alpha \cdot f$ und somit $L = p \cdot (\alpha \cdot f)^3$. *Acilius* kann also seine Geschwindigkeit durch Vergrößerung von α oder f steigern, im allgemeinen aber sind die beiden Parameter so gekoppelt, daß sich bei höherer Schlagfrequenz auch eine größere Amplitude einstellt. Die Schubleistung L' ist in jedem Punkt proportional dem

Auslenkwinkel β: $L' = L \cdot \sin\beta$. Bezeichnet man die Grenzen des Schlagwinkels mit β_1 und β_2, so gilt für die Leistung während des ganzen Ruderschlags $L' = \int_{\beta_1}^{\beta_2} L \cdot \sin\alpha \cdot d\alpha = L \cdot (\cos\beta_1 - \cos\beta_2)$.

R/V-Verhältnis und Pausen. — Für den Einzelfall läßt sich keine Regel aufstellen. Im allgemeinen erfolgt das Vorziehen immer etwas langsamer als der Ruderschlag; besonders bei den geringen Geschwindigkeiten kann das R/V-Verhältnis 1:1,4 (0,71) bis 1:1,6 (0,63) betragen, bei den schnellen Geschwindigkeiten 1:1,2 (0,87) bis 1:1,1 (0,91), bei den Fluchtschlägen schließlich wieder 1:2 (0,5) und mehr. Die längere Vorzugszeit erklärt sich aus der komplizierten Bewegung des angeschmiegten Vorziehens und besonders des Tarsenaufkippens, das, wie schon beschrieben, beim langsamen Schwimmen passiv und dafür langsam, beim schnellen aktiv und dafür schnell erfolgt. Im ersteren Fall können Pausen *nach* dem Vorzug eintreten, im zweiten nicht. Bei den Fluchtschlägen schließlich wird *vor* dem bei hohen Geschwindigkeiten stark bremsenden Vorzug eine Pause eingeschaltet; R/V wird dadurch sehr klein. *Der Wirkungsgrad der Beinbewegung ist bei R/V = nahe 1 optimal und sinkt mit jedem Einschalten von Pausen.* Das erstere läßt sich leicht einsehen: Die zum Schwimmen aufgewendete Energie ist um so kleiner, je weniger die Körpergeschwindigkeit zwischen 2 Schlägen absinkt, je geringer damit die Beschleunigungsarbeit für den neuen Ruderschlag ist, der folglich möglichst bald einsetzen muß. Da das Bein die muskelphysiologisch schnellstmögliche Schlaggeschwindigkeit beim Ruderschlag erreicht, kann der schnellstmögliche Vorzug im günstigsten Fall ebenso rasch erfolgen: $R/V = 1$. Zum letzteren ist folgendes zu sagen: Nach der Beobachtung kann *Acilius* eine gegebene Strecke in einer gegebenen Zeit mit n Normalschlägen schwimmen, zwischen denen die Geschwindigkeit auf $v/2$ sinkt (a), ferner mit der Schlagzahl $n/2$, wobei die Geschwindigkeit jeweils bis nahe Null sinkt (b), und schließlich unter Einschaltung einer Pause von der Dauer des Normalschlags, was eine Schlagzahl von $n/3$ ergibt (c). Für konstante Durchschnittsgeschwindigkeit ist die Körperspitzengeschwindigkeit pro Schlag etwa $v_b = 2v_a$ und $v_c = 3v_a$. Der Gesamtverlust an kinetischer Energie beträgt somit: $E_a = p \cdot (v_a/2)^2 \cdot n$; $E_b = p \cdot (2v_a)^2 \cdot n/2$; $E_c = p \cdot (3v_a)^2 \cdot n/3$. Es verhalten sich $E_a : E_b : E_c = 1:8:12$. Eine gleichschnelle Bewegung ist also beim Einschalten von Pausen nur mit sehr viel größerem Energieaufwand möglich und findet sich deshalb nur ausnahmsweise. Bleibt in den Fällen *b* und *c* die Schlagstärke gleich, so sinkt dafür die Durchschnittsgeschwindigkeit sehr stark ab, was öfters zu beobachten ist. *Bei unmittelbar aufeinanderfolgenden Schlägen wird also die eingesetzte Kraft infolge der Trägheit der bewegten Käfermasse gut, bei Schlägen mit Pausen infolge der Trägheit der ruhenden Käfermasse schlecht zur Erzeugung einer möglichst hohen Durchschnittsgeschwindigkeit ausgenutzt.* Die meiste

Kraft erfordern die verhältnismäßig lange andauernden schnellen Normalschlagserien (20—30 cm/sec). Hierbei geht R/V tatsächlich gegen 1, Pausen treten nicht auf. Diese Optimalbedingungen sind bei den extremen Geschwindigkeiten nicht gegeben: Die schnellsten erfolgen

Tabelle 4. *Amplitudengrößen bei verschieden schnellem Schwimmen (Acilius sulcatus)*

Schwimmgeschwindigkeit	Auslenkwinkel der Anfangsbeinstellung nach vorn zur Medianen	Auslenkwinkel der Endbeinstellung nach hinten zur Medianen	Schlagwinkel	Auslenkwinkel der Winkelhalbierenden des Schlagwinkels nach vorne zur Medianen
Ganz langsam . .	60°	45°	75°	97,5°
Langsam bis mittelschnell .	45°	30°	105°	97,5°
Schnell	30°	10°	140°	100°
Maximal schnell	25°	0°	155°	102°

mit äußerst großem Kraftaufwand („Flucht um jeden Preis"), die langsamsten mit sehr geringer Kraft, die nicht besonders ausgenutzt zu werden braucht.

Trotz der vielfältigen Kombinierungsmöglichkeit der Geschwindigkeitsparameter stehen diese in gewisser gesetzmäßiger Beziehung, die in Abb. 32 graphisch dargestellt ist. In Tabelle 4 sind die auftretenden Amplitudengrößen zusammengestellt.

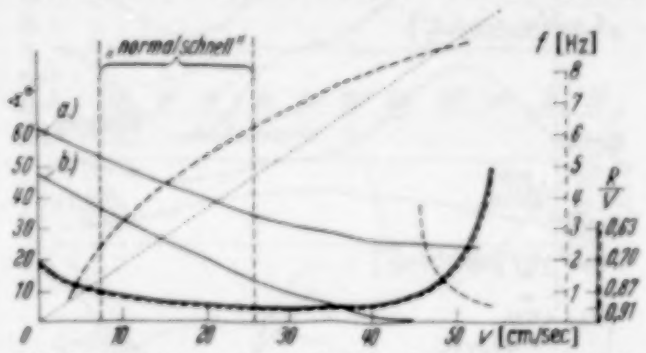


Abb. 32. Die Parameter der Schwimmgeschwindigkeit. Ausgezogene Kurven: a) Winkel nach vorne zur Medianen; b) Winkel nach hinten zur Medianen. Unterstrichelte Kurve: R/V-Verhältnis. Gestrichelte Kurve: Frequenzgang. Punktierte Kurve: Frequenzanstieg für f prop v. Erläuterung im Text

Wie ersichtlich, wandern bei höheren Geschwindigkeiten die Endstellungen des Beins mehr nach hinten als die Anfangsstellungen nach vorne: einerseits verhindert eine Trochanterarretierung kleinere Auslenkwinkel als 25°, da der Tarsus sonst in den Schlagbereich der Mesopodien kommen würde, andererseits ergibt bei schnellen Schlägen die Tarsenabbiegung (s. unten) am Ende des Ruderschlags einen zusätzlichen Schub. Der Mittelwert der Schlagamplitude (angenähert Stelle des Geschwindigkeitsmaximums) liegt jedoch immer bei einem Auslenkwinkel von etwa 100°, also recht günstig (s. oben). Wichtig ist das vor allem für die kleinen Amplituden. Schließlich zeigt die Frequenzkurve der Abb. 32, daß f den normalen Geschwindigkeiten angenähert

linear proportional ist (dabei geht R/V gegen 1) und bei höheren Geschwindigkeiten relativ weniger zunimmt (hier überwiegt die Amplitudenvergrößerung und R/V sinkt unter 1). Bei den extrem schnellen Geschwindigkeiten geht *Acilius* abrupt zu den oft nur einzelnen „Fluchtschlägen" über, durch deren Pausen vor Beginn des Vorziehens R/V sehr stark absinkt.

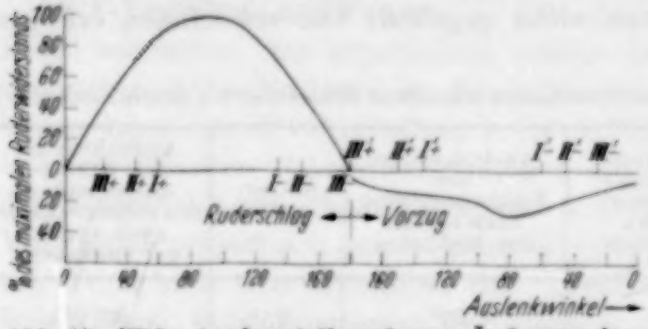


Abb. 33. Widerstandsverteilungskurve. Änderung des vom Bein erzeugten Widerstands mit dem Auslenkwinkel. Erklärung im Text. Die Abszissenzahlen gelten für den Bewegungstyp A (s. Text) und umgrenzen die Auslenkwinkel bei Ruderschlag und Vorzug für die 3 Schlagmodi

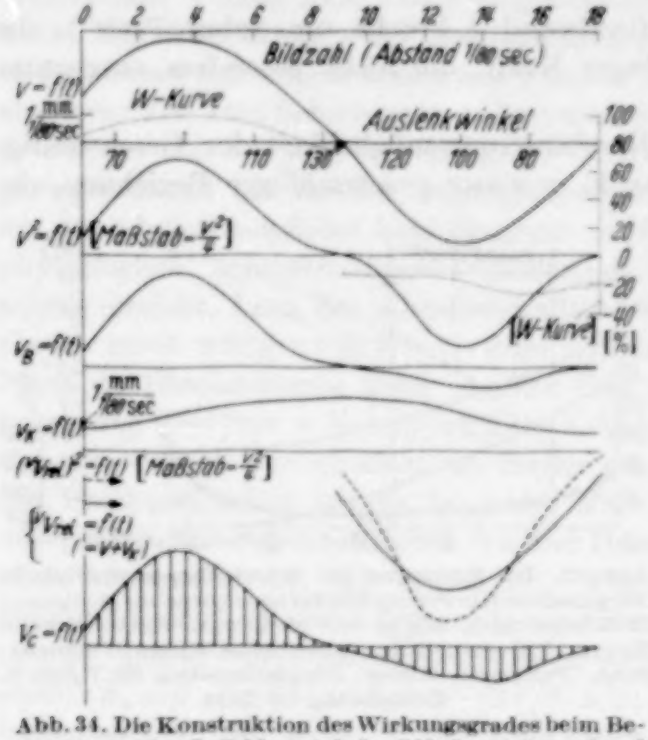


Abb. 34. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus I. Schlagwinkel = 75°, dementsprechend durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt 13,1 mm/Ruderschlagszeit. Für die punktierte W-Kurve ist der Ordinatenmaßstab rechts. Erklärung im Text

Der Wirkungsgrad der Ruderbewegung

Beim Unterwasserrudern wird bei jedem Beinschlag der Schubimpuls I_R — das zeitliche Integral des Vortriebskraftverlaufs während des Ruderschlags — um den Gegenschubimpuls I_V der Vorzugsphase vermindert. Die Ruderbewegung wird um so wirkungsvoller, je kleiner I_V gegen I_R ist. Bezeichnet man das Verhältnis der abgegebenen Leistung N_a zur zugeführten N_z als Wirkungsgrad η, so ist $\eta = N_a \cdot N_z^{-1} = I_R \cdot (I_R + I_V)^{-1}$. η gibt den Bruchteil des für den Vortrieb nutzbaren Gesamtimpulses an und ist nur der Wirkungsgrad der Unterwasserschwingung als Vortriebsfaktor, nicht der des gesamten Beins als Ruderinstrument. Es interessieren die η-Werte von verschiedenen Bewegungstypen, weil sie ein Maß für die Anpassung der Beinbewegung an wechselnde Bedingungen sind. Sie wurden graphisch bestimmt.

Dafür ist zunächst die Kenntnis des Beinwiderstands als Funktion der Schlagamplitude nötig. Ich habe den Beinschlag in eine Anzahl

charakteristischer Schlagstellungen aufgelöst und jeden einzelnen Widerstandswert im Strömungsapparat gegen konstante Strömung bestimmt. Die Durchschnittszahlen sind als prozentuale Werte in der „Widerstandsverteilungskurve" (Abb. 33) aufgetragen; der Ruderschlagswert für $\beta = 90^0$ wurde zu 100% gesetzt. Die Ruderschlagskurve ist eine reine Sinuskurve. Die Vorzugskurve ist unregelmäßig; der scharfe Buckel kennzeichnet das Tarsenaufkippen. Der Widerstand des nachgezogenen Beines beträgt gegen den ebengenannten Wert nur 6,2%, die Maximalstellung des angeschmiegten Vorziehens 10,3%, des Tarsenausstreckens 14,4%, des Tarsenaufkippens 31%, was den hydromechanischen Gütegrad des oben ausführlich beschriebenen Vorzugsmodus beweist. Die Kurve ist über die physiologischen Werte bis 0^0 und 180^0 ergänzt. Sie gilt für jede gleichförmige Anströmgeschwindigkeit, deren Richtung als bei $\beta = 0^0$ und $\beta = 180^0$ sich sprunghaft um 180^0 ändernd gedacht ist. Ich bezeichne diese Bewegung als „idealisiert-gleichförmig". Als Beispiel habe ich drei typische Schlagformen gewählt, deren Wirkungsgrad bei der idealisiert-

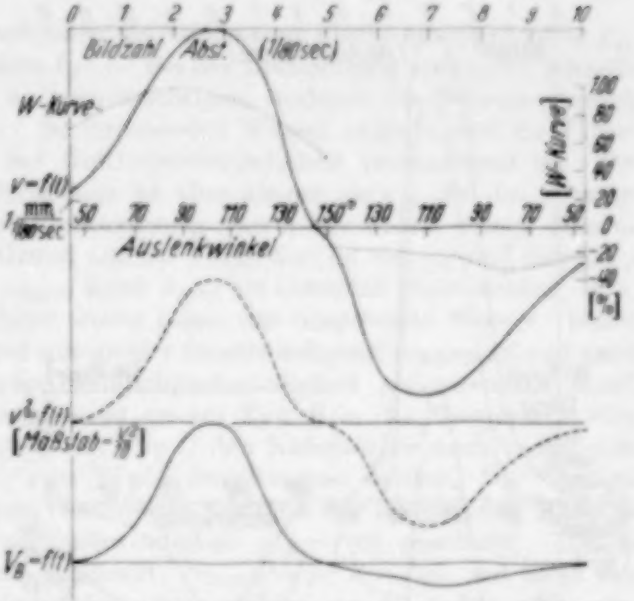


Abb. 35. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus II (a). Schlagwinkel = 105°, demgemäß durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt in der Ruderschlagszeit 18.3 mm. Erklärung im Text

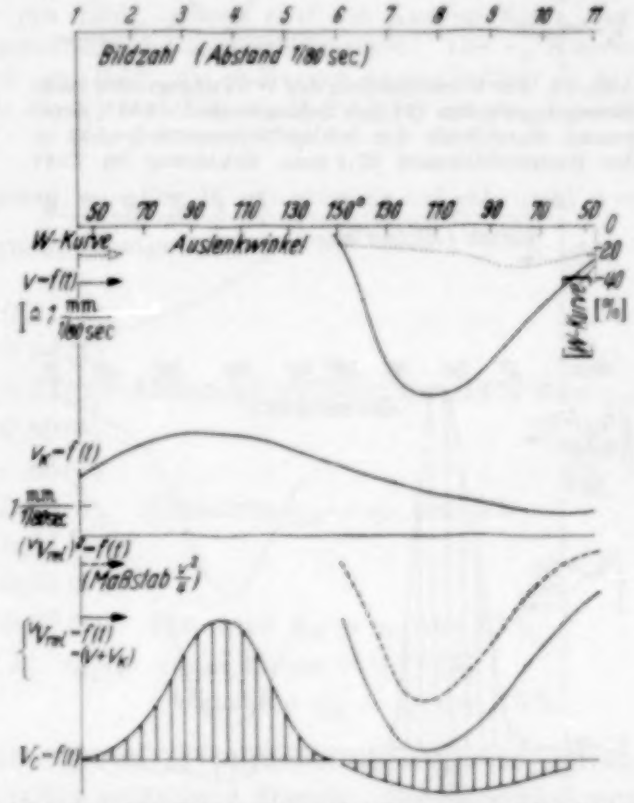


Abb. 36. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus II (b). *Legende wie Abb. 35

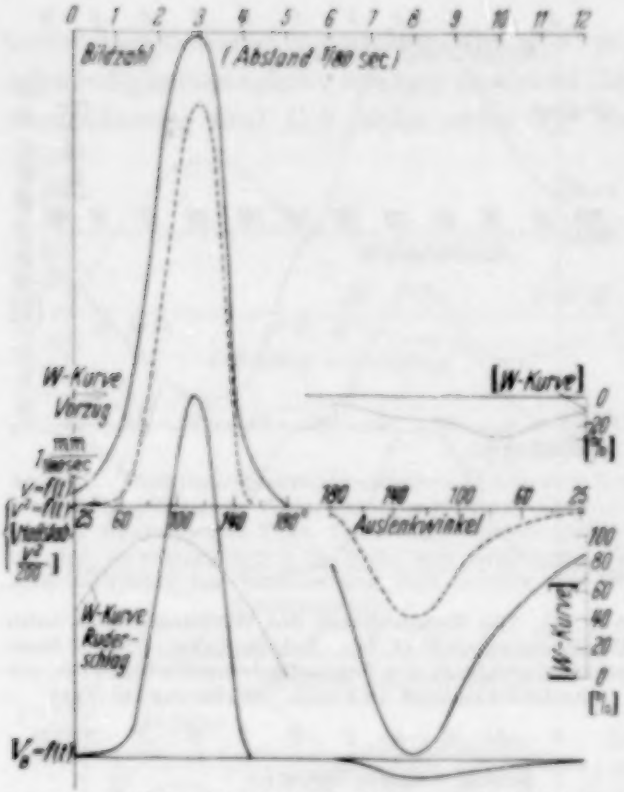


Abb. 37. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus III (a). Schlagwinkel = 155°; demgemäß durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt in der Ruderschlagszeit 27,1 mm. Erklärung im Text

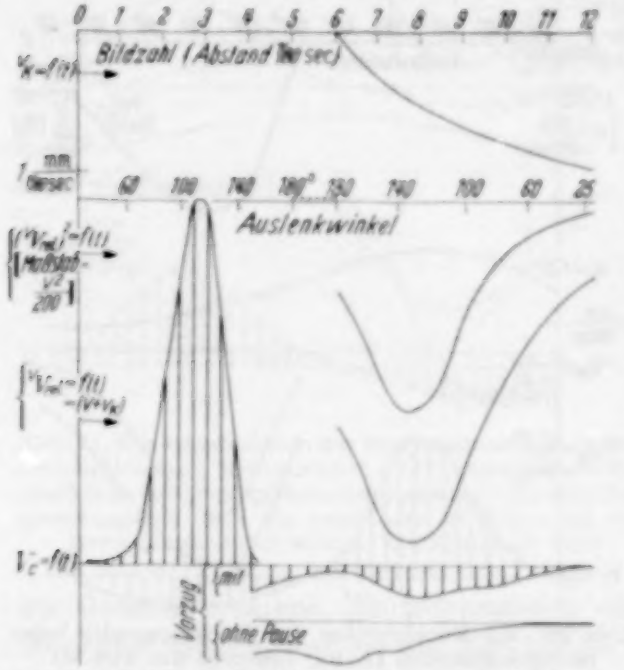


Abb. 38. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus III (b). Legende wie Abb. 37

gleichförmigen Bewegung (Typ A), der Bewegung des fixierten Objekts (Typ B) und schließlich des freischwimmenden Tiers (Typ C) ermittelt werden soll: Modus I — Langsame, fördernde Schläge beim ruhigen „Paddeln" an der Oberfläche (nach Kurve 1, Abb. 30). f = etwa 4 Hz; Schlagwinkel = 60—135° = 75° (Abb. 34). Modus II — Schnelle, jedoch gleichmäßige, länger andauernde Bewegung beim Beutefang (nach Kurve 5, Abb. 30). f = etwa 8 Hz; Schlagwinkel = 45—150° = 105° (Abbildung 35 und 36). Modus III — Schnellster Fluchtschlag bei plötzlicher, heftiger Störung (nach der Kurve Abb. 31). Einzelschlag. Schlagwinkel = 25—180° = 155° (Abb. 37 und 38).

η_A ist leicht zu ermitteln durch Vergleich der von den Extremwerten des Schlagwinkels, der Abszisse und der Kurve umschriebenen Fläche. Die Extremwerte der 3 Modi sind in Abb. 33 eingezeichnet. — η_B wird folgendermaßen bestimmt: die Weg-Zeit-Kurve ($\varphi° = f(t)$) wird zur Geschwindigkeits-Zeit-Kurve ($v = f(t)$) graphisch differenziert. Nach $K' = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^2$ wird diese Kurve quadriert ($v^2 = p' \cdot K' = f(t)$). Da jedoch c_w und F inkonstant sind (ihre Änderung ist in der Widerstandsverteilungskurve enthalten), muß noch jeder Ordinatenwert mit dem entsprechenden Prozentwert der Widerstandsverteilungskurve („W-Kurve") multipliziert werden, wodurch schließlich die Vortriebs-Zeit-Kurve ($V_B = f(t)$)

entsteht. Die mit der Abszisse nach oben eingeschlossene Fläche entspricht dem I_R, die nach unten eingeschlossene dem I_V. — Bei der Bestimmung von η_C ist schließlich die Körpergeschwindigkeit zu berücksichtigen, wodurch die Beinschwingung nicht mehr im ruhenden, sondern im strömenden Wasser abläuft, und ihr Widerstand nunmehr dem Quadrat der *Relativ*geschwindigkeit proportional ist. Die Relativgeschwindigkeit des Ruderschlags ist aber kleiner als v_R, die des Vorzugs größer als v_V; beides hätte eine Verminderung von η zur Folge, jedoch kommt zur Berechnung aus folgendem Grund nur die Vergrößerung von v_V und damit I_V in Betracht: Auch bei großem $v_{R\text{abs}}$ kann $v_{R\text{rel}}$ im Grenzfall klein werden, d. h. die Ruderfläche bewegt sich relativ wenig gegen das umgebende Wasser. Dafür bewegt sich aber der Körper selbst mit großer Geschwindigkeit ($v_{\text{Körper}} \leq v_R$) nach vorne. Die bei einer bestimmten Winkelgeschwindigkeit aufgewendete Kraft bleibt prinzipiell gleich, nur beschleunigt sie bei Typ *B* in der Hauptsache eine gewissen Wassermenge nach hinten, bei Typ *C* den Käferkörper nach vorne. Die Ruderschlagskurven können also vom Typ *B* übernommen werden. Die Vorzugskurve ist dagegen zu modifizieren, was durch Addition der im gleichen Maßstab aufgetragenen Kurve der Körpergeschwindigkeit ($v_K = f(t)$) geschieht. Die so erhaltene Kurve $v_{V\text{rel}} = f(t)$ wird quadriert: $(v_{V\text{rel}})^2 = p \cdot K = f(t)$ und nach der Widerstandsverteilungskurve punktweise umgerechnet zu $V_C = f(t)$. Die eingeschlossene Fläche bei Typ *C* ist größer als bei Typ *B*, wodurch η_C kleiner ist als η_B. Die Schlaggeschwindigkeiten der Modi I, II und III sind zum Vergleich in gleichem Maßstab aufgetragen (mm des mit einem Drehabstand von 10 mm mittleren Schlagflächenpunktes pro Bild), jedoch sind die Kurven durch Veränderung des Zeitmaßstabes formatfüllend auseinandergezogen. Die v_K-Kurven sind im nämlichen Maßstab (mm pro Bild), die v^2-Kurven formatbedingt in verschiedenem gezeichnet, wodurch die *K*- und *I*-Werte der 3 Modi graphisch nicht unmittelbar zu vergleichen sind.

Ergebnisse und Diskussionen. — Die Werte von $Q = I_R/I_V$ und $\eta = \frac{I_R}{I_R + I_V}$ sind im folgenden zusammengefaßt.

$Q_{I\,A} = 4{,}31:1$; $\eta_{I\,A} = 0{,}81\,(2)$.
$Q_{I\,B} = 5{,}44:1$; $\eta_{I\,B} = 0{,}84\,(4)$.
$Q_{I\,C} = 2{,}65:1$; $\eta_{I\,C} = 0{,}72\,(6)$. Abnahme $\eta_B \to \eta_C$ um 14% von η_B.
$Q_{II\,A} = 4{,}23:1$; $\eta_{II\,A} = 0{,}80\,(8)$.
$Q_{II\,B} = 6{,}48:1$; $\eta_{II\,B} = 0{,}86\,(6)$.
$Q_{II\,C} = 3{,}67:1$; $\eta_{II\,C} = 0{,}78\,(6)$. Abnahme $\eta_B \to \eta_C$ um 9%.
$Q_{III\,A} = 4{,}08:1$; $\eta_{III\,A} = 0{,}81\,(4)$.
$Q_{III\,B} = 11{,}15:1$; $\eta_{III\,B} = 0{,}91\,(8)$.
$Q_{III\,C} = 4{,}18:1$; $\eta_{III\,C} = 0{,}80\,(7)$. Abnahme $\eta_B \to \eta_C$ um 12%
$Q_{III\,C}$ ohne Pause $= 3{,}63:1$; $\eta_{III\,C}$ ohne Pause $= 0{,}78\,(4)$.
Abnahme $\eta_B \to \eta_C$ um 15%.

Beim theoretischen Wirkungstyp *A* stimmen die Wirkungsgrade $\eta_I = 0{,}812$, $\eta_{II} = 0{,}808$, $\eta_{III} = 0{,}814$ auffallend überein. Bei verschiedenen Amplituden und Frequenzen bleibt demnach die Ausnutzung der Ruderschlagskraft zur Vortriebserzeugung gleich. Beim fixierten Tier, Typ *B* steigen die Wirkungsgrade an: $\eta_I = 0{,}84$, $\eta_{II} = 0{,}87$, $\eta_{III} = 0{,}92$. Das besagt, daß mit steigender Geschwindigkeit die Kraftausnutzung immer besser wird und bei den viel Kraft kostenden Fluchtschlägen ganz

besonders gut ist. Beim physiologischen Typ *C* schließlich, dem freischwimmenden Tier, steigen die Wirkungsgrade ebenfalls an: $\eta_{I} = 0{,}73$, $\eta_{II} = 0{,}786$, $\eta_{III} = 0{,}807$. Für die schnelleren und schnellsten Geschwindigkeiten kommt noch der Schubgewinn durch Beinabbiegung (s. unten) dazu, wodurch sich in der 2. Hälfte des Ruderschlags der Schub um etwa 15% erhöht. Dadurch steigen die Wirkungsgrade noch etwas: $\eta_{II'} = 0{,}80$; $\eta_{III'} = 0{,}82$. Damit ist der Beweis erbracht, daß auch beim normalen Schwimmen die eingesetzte Kraft um so besser ausgenutzt wird, je höher sie ist. Die Ausnutzung ist infolge der höheren Relativgeschwindigkeit des Vorzugs nicht so gut wie bei Typ *B*, jedoch für eine Unterwasserschwingung als Vortriebsfaktor mit etwa 80% sehr bemerkenswert. Die Günstigkeit der oben ausführlich diskutierten Anpassungen des Ruderwerkzeugs und der Schlagform wird durch die Zahlenwerte bestätigt. Der relativ schlechte Wirkungsgrad beim langsamen Paddeln ($\eta_{IC} = 0{,}73$) entspricht der obigen Überlegung: Die sehr geringe eingesetzte Kraft (s. das Kapitel über die Energetik des Schwimmens!) braucht nicht besonders gut ausgenutzt zu werden. Beim Fluchtschlag ist der Ausnahmefall bemerkenswert, daß eine Schlagpause den Wirkungsgrad verbessert und zwar um 15%. Im folgenden Abschnitt wird bewiesen werden, daß der gute Wirkungsgrad weitgehend auf den Schwimmhaareffekt zurückzuführen ist.

Beingestalt und Schuberzeugung

Die Schubverteilung über die Beinglieder. — Den Schub der Einzelglieder habe ich in Strömungsversuchen festgestellt, bei denen nach jeder Messung ein neues Beinglied abgeschnitten und der Restschub ermittelt wurde. Aus 25 sorgfältigen Meßreihen ergeben sich folgende Durchschnittswerte für den prozentualen Gesamtschubanteil der einzelnen Metapodienglieder und den prozentualen Anteil der Tarsenglieder am Gesamtschub des Metapodientarsus (s. auch Abb. 39):

Femur	1,3%
Tibia	16,9%
Tars. 1	22,3%
Tars. 2	22,0%
Tars. 3	17,0%
Tars. 4	14,0%
Tars. 5	6,5%
Insgesamt	100,0%

Tars. 1	27,2%
Tars. 2	27,0%
Tars. 3	20,7%
Tars. 4	17,3%
Tars. 5	7,8%
Insgesamt	100,0%

(Kommastellen fallen in Fehlergrenze)

Daraus ergibt sich, daß der *Tarsus allein 82% des Gesamtschubs leistet*! Tarsenamputierte Tiere erreichen nur ein knappes Fünftel ihrer Maximalgeschwindigkeit, obwohl das Restbein eine viel höhere Frequenz entwickelt. Nach 25 weiteren, sehr sorgfältig durchgeführten Messungen beträgt der *Anteil der Schwimmhaare am Gesamtschub 67,7%*. Davon entfallen über 75% auf die Schwimmhaare des Tarsus. Das ist ein

erstaunlich hoher Wert; demnach beträgt der Schubanteil der Tarsenfestfläche nurmehr 22% und ist nur wenig größer als der von Femur und Tibia zusammen (18%). Beim Steuern kann die Femurbreitseite mehr gegen den Wasserdruck gestellt werden, wodurch sein Schubanteil von nur 1,3% auf 5% steigen kann.

Schuberhöhung durch Tarsenabbiegung. — Bei kräftigen Ruderschlägen wird der distal zunehmend weniger stabil gebaute Tarsus durch den in gleicher Richtung zunehmenden Wasserdruck stärker abgebogen. Die Abbiegungen der einzelnen Tarsenglieder gegen die Femur-Tibia-Längsachse sind dann: Tars. 1—0°, Tars. 2—12°, Tars. 3—19°, Tars. 4—25°, Tars. 5—33°. Die Abbiegung wird bei Auslenkwinkeln von etwa 90° deutlich und bleibt bis 180° nach raschem Anstieg konstant: Dadurch resultiert ein größerer Schub in der 2. Schlaghälfte, weil der Schub jedes Einzelgliedes nurmehr nach sin (Auslenkwinkel — Abbiegungswinkel) abnimmt. Abb. 40 zeigt für jedes einzelne Beinglied die Abnahme des Schubs als Funktion des Auslenkwinkels in Prozent des Gesamtschubs beim Auslenkwinkel von 90°, und zwar beim langsamen Schlag unter Beinkonstanz und beim schnellen Schlag unter Beinabbiegung. Die Summe aller Schubwerte der beiden Fälle gibt die beiden Kurven der Abb. 41. Es ergibt sich, daß der Schub bei den distaleren Gliedern weit weniger rasch abfällt; dadurch steigt ihr prozentualer Schubanteil mit der Größe des Auslenkwinkels. Das sei an 2 Beispielen dargelegt:

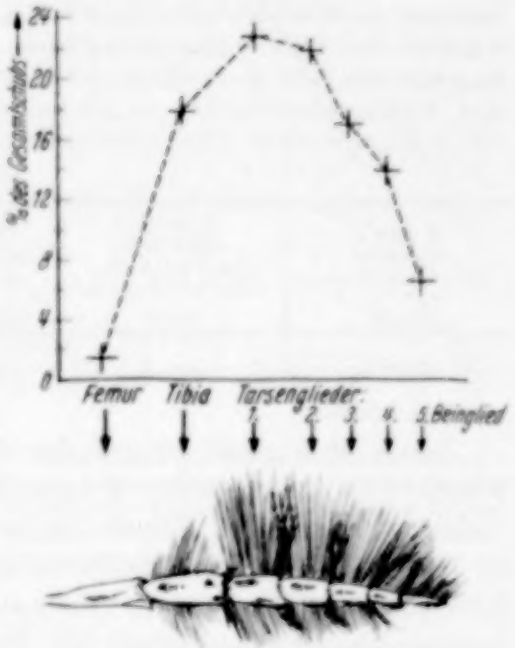


Abb. 39. Der prozentuale Anteil der einzelnen Beinglieder des Metapodiums am Gesamtlokomotionsschub. Vergleiche dazu den Text

Auslenkwinkel = 160°:	Auslenkwinkel = 180°:
Tars. 2 von 7,5 auf 11,5%	Tars. 2 von 0 auf 4,5%
Tars. 3 von 5,8 auf 10,8%	Tars. 3 von 0 auf 6,0%
Tars. 4 von 4,8 auf 10,0%	Tars. 4 von 0 auf 5,5%
Tars. 5 von 2,2 auf 5,3%	Tars. 5 von 0 auf 3,5%

Der Gesamtschub wird durch das Abbiegen bei schneller Schlaggeschwindigkeit um den Faktor 1,15 verbessert; der Schub der letzten 20 Winkelgrade sogar um den Faktor 2,16. K' wird also besser in V

umgewandelt, wodurch η steigt (s. oben). Aus den Kurvenschnittpunkten der Abb. 40 läßt sich schließlich noch ersehen, bei welchem Auslenkwinkel ein kleineres Tarsenglied durch die Abbiegung den Schub eines größeren erreicht. Das winzige Tars. 5 z. B., das nur 30% des Schubs von Tars. 1 erzeugt, erreicht den Schub von Tars. 1 bei $\beta = 167°$.

Der Schwimmhaareffekt. — Zur Beurteilung des Schwimmhaarwirkungsgrades interessiert vor allem, einen wie großen Schub die immerhin locker verteilten Schwimmhaare gegen eine gleichgroße Festfläche entwickeln können. Dazu ist zunächst die Kenntnis der Fläche nötig, die die Schwimmhaare und das feste Bein während des Ruderschlags einnehmen. Hierfür wurde das imStrömungsappparat eingespannte Bein fotografiert (Abb. 17); auf der Vergrößerung wurden die Fest- und Schwimmhaarflächen ausgeschnitten und durch genaue Wiegung mit einer mitphotographierten Fläche bekannten Inhalts verglichen:

2 Beine Gewicht der Haarfläche (mg)	2 Beine Gewicht der Festfläche (exklusiv Femur) (mg)	Gewicht Kontrollfläche (45 mm^2) (mg)	1 Bein Haarfläche (mm^2)	1 Bein Festfläche (exklusiv Femur) (mm^2)
2597,3	656,0	1650,3	34,5 (0)	8,7 (3)

Demnach umfaßt die von den ausgebreiteten Haaren eingenommene Fläche 79,8%, die breite Festfläche von Tibia und Tarsus 20,2% der Gesamtschlagfläche. Ferner ist bekannt, daß der Schwimmhaarschub 67,7% und damit der Festflächenschub 32,3% vom Gesamtschub umfaßt. Aus diesen beiden Wertepaaren errechnet sich der Schub der Schwimmhaarflächeneinheit zu 53,8% des Schubes der Festflächeneinheit. *Die Schwimmhaare erzeugen also rund 54% des Schubes einer gleichgroßen festen Fläche.* Dieser Wert gilt genau nur für *Acilius sulcatus*, mit guter Annäherung zum mindesten auch für alle größeren Dytisciden.

Dieser überraschend hohe Wirkungsgrad läßt das Prinzip der Lokomotion mit Schwimmhaaren äußerst ökonomisch erscheinen: Wegen ihrer Gitteranordnung und der dadurch erzeugten starken Verwirbelung leisten die Schwimmhaare trotz ihrer geringen Gesamtfläche einen sehr großen Schub; wegen ihrer Fähigkeit, sich fast verzögerungsfrei in Strömungsrichtung einzustellen, erzeugen sie nur einen äußerst geringen Gegenschub. Infolgedessen ist der effektive Schub sehr groß und mit einer Festfläche nicht zu erreichen. Ferner gibt es keine Gegenschub erzeugenden Übergänge und Einstellungen, da die Ruderfläche bei jedem Schlag *neu* gebildet wird. Die Schwimmhaare stellen sich automatisch in die jeweils günstigste Richtung und drehen darüber hinaus die Tarsenbreitseite in die jeweils günstigste Stellung zum Wasserwiderstand (s. oben). Das Bein wird nicht durch eine große fixe Schlagfläche unförmig; an Land legen sich die Haare völlig an, so daß der Käfer recht gut laufen kann. So sind die Schwimmhaare der eigentliche

Vortriebsfaktor, der Tarsus erscheint nur als Schwimmhaarträger, Femur und Tibia wiederum nur als Gestänge für den Tarsus.

In der Widerstandsverteilungskurve wurde die Günstigkeit des Schwimmhaarprinzips bereits dargestellt. Einige Einzelmessungen unterstreichen dies noch. Es wurden die Schübe in maximaler Ruderstellung sowie die Gegenschübe in mittlerer Vorzugsstellung mit und ohne Schwimmhaaren gemessen. Die Schubeinheiten sind Prozente der maximalen Ruderschlagsstellung des intakten Beins.

Nr. 1: Maximale Ruderstellung mit Schwimmhaaren 100 E

Nr. 2: Mittlere Vorzugsstellung mit Schwimmhaaren 10 E

Nr. 3: Maximale Ruderstellung ohne Schwimmhaare . 30 E

Nr. 4: Mittlere Vorzugsstellung ohne Schwimmhaare . 7 E

Der prozentuale Schwimmhaaranteil am Gesamtschub ist demnach etwa 70%. Das stimmt gut mit dem oben gemessenen Wert (67,7%) überein. Der Schub wird durch die Schwimmhaare um 70 E (Nr. 1 minus 3), d. h. um 230% erhöht. Der Gegenschub wird dagegen

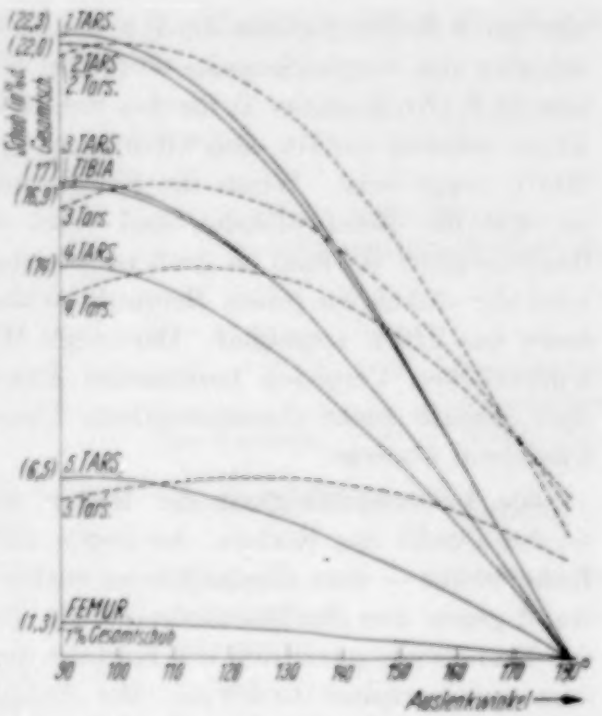


Abb. 40. Schuberhöhung durch Tarsenabbiegung. Einzelglieder. Ausgezogene Kurven: Tarsenglieder starr. Gestrichelte Kurven: Tarsenglieder gegen die Restbeinlängsachse in der im Text angegebenen Weise abgebogen. Erklärung im Text

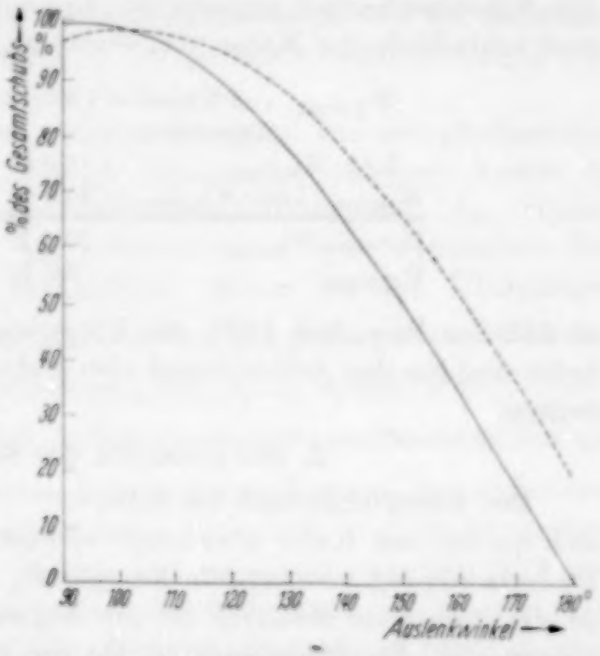


Abb. 41. Schuberhöhung durch Tarsenabbiegung. Gesamttarsus. Ausgezogene Kurve: Summe der Einzelkurven bei gestrecktem Tarsus. Gestrichelte Kurve: Summe der Einzelkurven bei abgebogenem Tarsus (nach Abb. 40). Erklärung im Text

nur um 3 E (Nr. 2 minus 4), d. h. um 45% erhöht. Mit Schwimmhaaren stünden also vergleichsweise 90 E (Nr. 1 minus 2), ohne Schwimmhaare nur 23 E (Nr. 3 minus 4) für den Schub zur Verfügung. Die Schwimmhaare würden mithin den effektiven Schub um 67 E, d. h. um etwa 300% vergrößern. Wenn die Schwimmhaarfläche etwa 4mal so groß ist wie die Beinfestfläche, und wenn der Schub der Schwimmhaarflächeneinheit 0,54mal so groß ist wie der der Festflächeneinheit, dann wird der *Schub des festen Beines beim Ruderschlag durch die Schwimmhaare um 216% vergrößert*. Der obige Wert von 230%, der durch den willkürlichen Vergleich bestimmter Extremstellungen gewonnen wurde und deshalb mehr demonstrativen Charakter hat, stimmt damit befriedigend überein.

Die Leistungsfähigkeit der Ruder steigt, je weiter ihr Fixpunkt — der Punkt des Ruders, der gegen ein unbewegtes Bezugssystem in Ruhe bleibt — vom (Boots)körper entfernt ist, und je größer ihr Widerstand gegen den des Bootskörpers ist. Bei guten Rennbooten übertrifft der Ruderwiderstand den des Körpers um ein Vielfaches; der Fixpunkt liegt weit peripher (LUDWIG). Bei *Acilius* liegt der Fixpunkt bei allen Geschwindigkeiten angenähert konstant an der Grenze zwischen Tibia und Tarsusglied 1, nämlich 57% der Beinlänge vom Trochanter-Drehgelenk entfernt. Zur Messung des Ruderwiderstandes wurde der Käfer im Strömungsapparat mit gespreizten Beinen von hinten (Spreizung der Schwimmhaare!) angeströmt; hierauf wurden die Beine amputiert und schließlich der Käfer von vorne angeströmt. Daraus ergab sich:

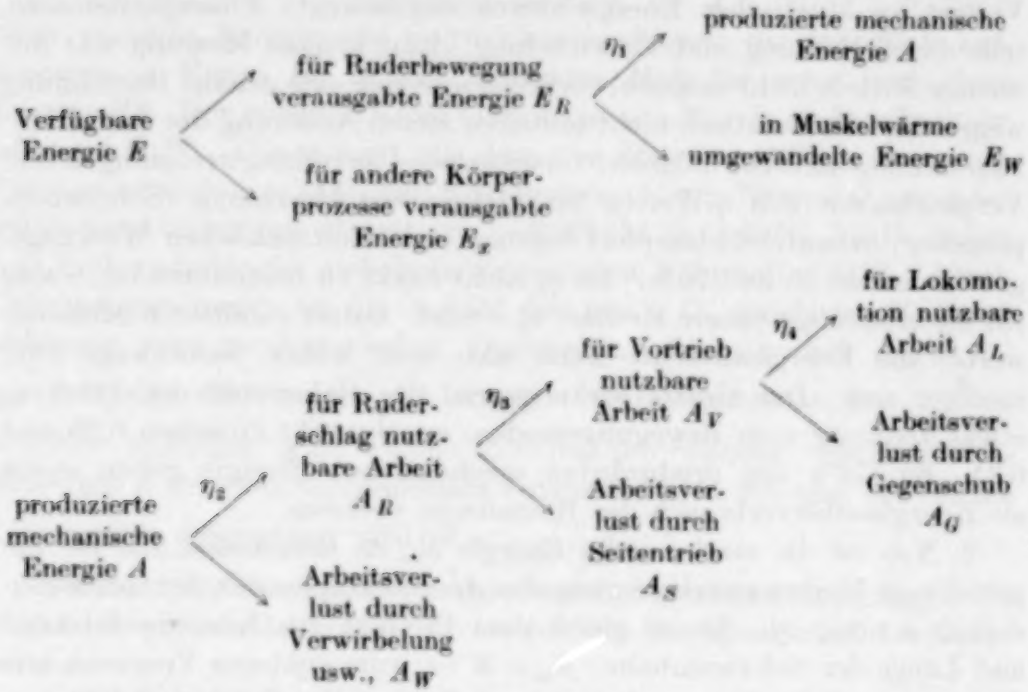
$W_{\text{Körper, von hinten angeströmt}}$	$= 1{,}45 \cdot W_{\text{Körper, von vorne angeströmt}}$	
$1{,}45 \cdot W_{\text{Körper}}$	$= 8{,}0$ E	
$W_{\text{Beine}} + 1{,}45 \cdot W_{\text{Körper}}$	$= 34{,}5$ E	
Daraus: W_{Beine}	$= 26{,}5$ E	
$W_{\text{Körper}}$	$= 5{,}5$ E	

so daß der *Beinschub 480% des Körperwiderstands* beträgt. Die Ruderbeine sind für den *Acilius*rumpf also recht leistungsfähige Lokomotionsorgane.

2. Die Energetik des Schwimmens

Der Energiehaushalt des Käfers. — Beim Schwimmen vermindert sich die für den Käfer überhaupt verfügbare Energie E um die für die Ruderbewegung verausgabte Energie E_R. Die Größe von E_R gegen E ist die wichtigste Maßzahl für die Anpassung, denn nach ihrer Größe richtet sich der Energierest E_x für die übrigen, Energie benötigenden Körperprozesse: $E = E_R + E_x$. Alle besprochenen Anpassungserscheinungen dienen letztlich dazu, E_R gering zu halten. Die verfügbare Energie E verteilt sich nach folgendem, von LUDWIG (1931) für Para-

maecium gegebenen Schema, das ich modifiziert und auf die Ruderbewegung der Dytisciden erweitert habe:



Dabei ist $E \gtrless E_R > A > A_R > A_V > A_L$.

Die Größe der produzierten mechanischen Energie und der insgesamt zur Verfügung stehenden Energie. — Die gesuchte Größe $Z = E_R/E$ läßt sich nur auf Umwegen angenähert bestimmen.

1. Es interessiert zunächst, welchen Bruchteil von der produzierten mechanischen Energie A die für die Lokomotion nutzbare Arbeit A_L ausmacht. Die Arbeitsverluste durch Verwirbelung usw. A_W, Seitentriebe A_S und Gegenschub A_G vermindern A und beinhalten den Energieselbstverbrauch des Beinmotors. Wenn bei den Übergängen $A \xrightarrow{\eta_2} A_R \xrightarrow{\eta_3} A_V \xrightarrow{\eta_4} A_L$ die angegebenen Wirkungsgrade gelten, ist der Gesamtwirkungsgrad des Beinmotors $\eta_{\text{Mot}} = \eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4$, so daß $A = \frac{1}{\eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4} \times A_L = \frac{1}{\eta_{\text{Mot}}} \cdot A_L$. Das bedeutet, daß die produzierte mechanische Energie zur Erreichung einer bestimmten Lokomotionsarbeit um den reziproken Wert des Gesamtwirkungsgrades größer sein muß. — η_4 ist im vorhergehenden Kapitel bestimmt worden und schwankt zwischen 0,73 und 0,81. Es war nur der Wirkungsgrad der Unterwasserschwingung; der gesamte Energieverlust ist größer. Von der eingesetzten Kraft K' geht ein Teil als für den Vortrieb V nicht nutzbarer Seitentrieb S verloren, der einen fühlbaren Bruchteil von A_R verzehrt. Aus der V- und S-Kurve der Abb. 26 ergibt sich $Q = V/S = 3{,}37:1$, woraus $\eta_3 = V/(V+S) = 0{,}77$

resultiert. Schließlich geht noch ein großer Bruchteil der eingesetzten mechanischen Energie A für die Ruderschlagsarbeit verloren, teils als Verlust an kinetischer Energie durch die bewegte Flüssigkeitsmasse, teils durch Reibung und Verwirbelung. Eine genaue Messung war mit meinen Mitteln nicht möglich, ebenso erwies sich eine genaue Berechnung wegen der mathematisch nicht faßbaren steten Änderung der Schwimmhaarstellung als nicht möglich; verschiedene Überschlagsrechnungen und Vergleiche mit den η-Werten bei technischen Maschinen (Schraubenpropeller, Schaufelraddampfer) ergeben einen mutmaßlichen Wirkungsgrad zwischen 50 und 70%. Da η_2 nicht exakt zu bestimmen ist, wähle ich die eindeutige untere Grenze: $\eta_2 = 0{,}50$. Damit resultieren Minimalwerte; die Energieausbeute kann also wohl höher, keineswegs aber niederer sein. Der Gesamtwirkungsgrad des Beinmotors ist durch η_4 etwas abhängig vom Bewegungsmodus; er schwankt zwischen 0,28 und 0,31. 69—72% der produzierten mechanischen Energie gehen somit als Energieselbstverbrauch des Beinmotors verloren.

2. Nun ist die mechanische Energie E_m zu bestimmen, die für die geradlinige Unterwasserbewegung des *Acilius*rumpfes mit der Geschwindigkeit v nötig ist. Sie ist gleich dem Produkt aus Körperwiderstand und Länge der Schwimmbahn: $E_m = W \cdot s$; zum späteren Vergleich mit E ist sie auf die Zeit zu beziehen und es ergibt sich die Schwimmleistung als Produkt aus Körperwiderstand und Schwimmgeschwindigkeit: $L_m = E_m/t = W \cdot s/t = W \cdot v = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^3$. — Für *Acilius* gilt: $c_w = 0{,}23$, $F = 0{,}34$, ϱ für Wasser von $20^0 \approx 1$, somit $L_m = 0{,}23 \cdot 0{,}34 \times 0{,}5 \cdot v^3 = 0{,}0391 \cdot v^3$ (erg. $\sec^{-1}$) $= 0{,}0391 \cdot 3600 \cdot v^3$ (erg. Stunde^{-1}). Nach dem mechanischen Wärmeäquivalent entspricht 1 erg $= 0{,}24 \cdot 10^{-7}$ cal, wodurch $L_m = 0{,}0391 \cdot 3600 \cdot 0{,}24 \cdot 10^{-7} \cdot v^3$ (cal · Stunde^{-1}).

3. Diese Leistung muß *Acilius* mit der Lokomotionsarbeit A_L entfalten: $A_L = E_m$; seine dafür produzierte mechanische Energie A muß also betragen $A = \frac{1}{\eta_{Mot}} \cdot E_m$, was der Leistung $L_A = \frac{A}{t} = \frac{1}{\eta_{Mot}} \cdot L_m$ entspricht: $L_A = \frac{A}{\text{Stunde}} = \frac{1}{0{,}385 \cdot \eta_4} \cdot L_m$ (cal · Stunde^{-1}).

4. Da ein beträchtlicher Teil der für die Ruderbewegung verausgabten chemischen Energie bei der Umwandlung in Muskelarbeit als Wärme verloren geht (η_1), ist $E_R = \frac{1}{\eta_1} \cdot A$ und $L_R = \frac{E_R}{t} = \frac{1}{\eta_1 \cdot \eta_{Mot}} \cdot L_m$. Für die Lokomotionsmuskulatur der Insekten ist $\eta_1 = 0{,}30$; somit ist die stündliche Ruderleistung $L_R = \frac{E_R}{\text{Stunde}} = \frac{1}{0{,}30 \cdot 0{,}385 \cdot \eta_4} \cdot L_m = 8{,}14 \times 3600 \cdot 10^{-9} \cdot \frac{v^3}{\eta_4}$ (cal pro Stunde).

5. Schließlich ist die dem Käfer insgesamt zur Verfügung stehende Energie E zu bestimmen, die sich als Leistungspotenz $L = \frac{E}{t}$ aus Atem-

messungen ergibt, so daß die gesuchte Größe Z folgendem Ausdruck entspricht: $Z = \frac{E_R}{E} = \frac{E_R/t \text{ (berechneter Wert)}}{E/t \text{ (gemessener Wert)}} = \frac{L_R}{L}$. *Acilius* gewinnt seine gesamte Energie aus Oxydationsvorgängen; die stündlich aufgenommene Menge O_2 ist ein indirektes Maß für seine verfügbare Energie E*. Der ruhende Käfer verbraucht pro Stunde im Durchschnitt 137 mm^3 O_2**. Das stimmt mit dem von HEMPEL (1954) gemessenen durchschnittlichen stündlichen Ruheverbrauch von 700 mm O_2 pro g Insektenmuskulatur gut überein. $\sigma_{O_2} = 0{,}001434$ $(g \cdot cm^{-3})$; 1 g O_2 liefert bei „Volloxydation der wichtigsten organischen Nährstoffe" 3330 ± 40 cal. Genauer genommen ist die Anzahl der pro g O_2 gelieferten Kalorien abhängig vom respiratorischen Quotienten. LÜTTGE maß einen RQ von 0,85, dem 3389 cal pro g O_2 entsprechen. Demnach ist: $L = \frac{E}{\text{Stunde}}$ $= 0{,}137 \cdot 0{,}001434 \cdot 3398 = 6{,}66 \cdot 10^{-1}$ (cal pro Stunde). Somit ist der Bruchteil Z der dem Grundumsatz entsprechenden Energie, der für die Lokomotion ausgegeben wird: $Z = \frac{L_R}{6{,}66 \cdot 10^{-1}}$.

Der Energieverbrauch bei verschiedenen Schwimmgewohnheiten. — Im folgenden soll nun L_R und Z für verschiedene Bewegungsmodi berechnet werden.

1. Höchste Fluchtgeschwindigkeit. $v = 50$ (cm/sec); $\eta_4 = 0{,}81$; es ergibt sich: $L_{R1} = 4{,}52$ (cal/h); $Z_1 = 6{,}8 : 1$.

2. Sehr schnelles, länger andauerndes Schwimmen bei Störung. $v = 30$ (cm/sec); $\eta_4 = 0{,}79$; es ergibt sich $L_{R2} = 1{,}00$ (cal/h); $Z_2 = 1{,}5 : 1$.

3. Mittelschnelle Geschwindigkeit, lebhaftes, lange anhaltendes Schwimmen im erwärmten Wasser, Beutefang. $v = 20$ (cm/sec); η_4 sei 0,75; es ergibt sich $L_{R3} = 0{,}31$ (cal/h); $Z_3 = 1 : 2{,}15$.

4. Langsames Schwimmen, Kreise ziehend, of sehr lange Zeit ununterbrochen. Normalfall. $v = 7$ (cm/sec); $\eta_4 = 0{,}75$; es ergibt sich $L_{R4} = 0{,}0124$ (cal/h); $Z_4 = 1 : 50$.

5. Dauerschwimmen mit langsamster Geschwindigkeit, sonst wie 4. $v = 3$ (cm/sec); $\eta_4 = 0{,}73$; es ergibt sich $L_{R5} = 0{,}0011$ (cal/h); $Z_5 = 1 : 615$.

Bisher war angenommen, daß sich *Acilius* über die gesamte Vergleichszeit (1 Std) ohne Unterbrechung mit der angegebenen Geschwindigkeit bewegt. Unter diesen Umständen ist nur der Fall 5 physiologisch; der

* Die stündlich konsumierte O_2-Menge müßte für jedes der unten angeführten Bewegungsbeispiele einzeln gemessen werden. Das ist deshalb unmöglich, weil die Beispiele selbst Abstraktionen sind, und ferner der Käfer im Warburg-Apparat nicht wie angegeben schwimmen kann. Es wurde daher der stündliche O_2-Konsum des völlig ruhenden Käfers gemessen (Ruheumsatz); E_R/E gibt die Größe des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz an.

** Herr LÜTTGE machte für mich die nötigen Respirationsmessungen mit der Warburg-Apparatur des Münchener Forstbotanischen Instituts, wofür ich ihm an dieser Stelle sehr danken möchte.

Fall 4 steht an der Grenze. Nun sollen physiologische Fälle der Bewegungsverteilung berechnet werden (Vergleichszeit wieder 1 Std).

6. 15 min Ruhe, 40 min langsames Umherschwimmen nach 4. zum Beutesuchen, 4,5 min schnelles Schwimmen nach 3., 0,5 min sehr schnelles Schwimmen nach 2. Dies ist die durchschnittliche Bewegungsweise bei äußerst lebhaftem Schwimmen (Hunger) und warmer Witterung. Es ergibt sich $L_{R6} = 0{,}04$ (cal/h); $Z_6 = 1:16{,}6$.

7. 20 min Ruhe, 20 min langsames Schwimmen nach 4., 20 min ganz langsames Schwimmen nach 5. So etwa bewegt sich *Acilius* in mehrminder gesättigtem Zustand und bei kühler Witterung. Es ergibt sich $L_{R7} = 0{,}0048$ (cal/h); $Z_7 = 1:140$.

8. 45 min Ruhe, 5 min langsames Schwimmen nach 4., 10 min ganz langsames Schwimmen nach 5. Das ist der Bewegungszustand nach reichlicher Nahrungsaufnahme und bei sehr kühler Witterung. Es ergibt sich $L_{R8} = 0{,}0013$ (cal/h); $Z_8 = 1:510$.

Diskussion der Ergebnisse. — In den Beispielen sind Erfahrungswerte aus langer Beobachtung zusammengestellt. Bei der *schnellsten normalen Schwimmgeschwindigkeit* von 30 cm/sec (2.) ist der Arbeitsumsatz 1,5mal so groß wie der Ruheumsatz. Das ist energetisch zu bestreiten und zeigt, daß selbst das blitzschnelle Schwimmen keine außergewöhnliche und unmögliche Belastung für den Energiehaushalt darstellt! Bei $v = \sqrt[3]{\frac{6{,}66 \cdot 10^{-1} \cdot 4}{8{,}14 \cdot 3600 \cdot 10^{-9}}} = \sqrt[3]{17 \cdot 10^{9}} = 25{,}7$ (cm/sec) ist der Arbeitsumsatz gleich dem Ruheumsatz, d. h., der Stoffwechsel verdoppelt sich bei dieser Geschwindigkeit. Nimmt man einen Anstieg der Ventilationsgröße auf nur das Zweifache an (sie kann bei Insekten auf das Vielfache steigen), so ist der Energiebedarf bereits gedeckt. Eine so schnelle, über längere Zeit hin ununterbrochene Lokomotion wäre also energetisch möglich; tatsächlich schwimmt *Acilius* aber immer nur wenige Sekunden mit Maximalgeschwindigkeit. Bei den allerschnellsten beobachteten *Fluchtschlägen* ($v = 50$ cm/sec) steigt der Energiebedarf auf das 6,8fache des Ruheumsatzes. Eine derartige Bewegung über längere Zeit ist nicht mehr möglich. Tatsächlich schwimmt *Acilius* nur bei ganz heftiger Störung insgesamt höchstens 1,5—2 sec lang so schnell. Da er nachher eine mehrere Sekunden währende Schwimmpause einlegt und da er auch danach erst innerhalb einiger Sekunden wieder kräftige Ruderschläge macht, nehme ich an, daß die Schwimmuskeln dabei bis zur Erschöpfung beansprucht werden, ehe überhaupt erhöhte Stoffwechselprozesse einsetzen können. Bei der *mittelschnellen Geschwindigkeit* von 20 cm/sec (3.) ist der Arbeitsumsatz etwas über die Hälfte, bei der verhältnismäßig *langsamen* von 7 cm/sec (4.) nur $\frac{1}{50}$ des Ruheumsatzes; das sind bereits die Geschwindigkeiten

des „täglichen Lebens" (3 bis etwa 20 cm/sec), mit denen *Acilius* unbegrenzt lange schwimmen könnte. Auch bei äußerst lebhafter Bewegung ist das Umsatzverhältnis nicht größer als 1:17; im Mittel beträgt es 1:140, darüberhinaus wird es unwesentlich gering. Ich habe beobachtet, wie *Acilien* bei trübem Wetter mehrere Stunden lang ohne wesentliche Unterbrechung sehr gemächlich ihre Kreise in den oberen Wasserschichten von Torfstichen zogen; die durchschnittliche Geschwindigkeit schätze ich dabei auf 3—5 cm/sec. Nun schwimmt *Acilius* tatsächlich während des allergrößten Teils seiner Schwimmzeit sehr gemächlich, etwa nach Beispiel 7. Die dabei resultierenden Energieverhältnisse sind für ihn ganz besonders wichtig. Nimmt man für einen rohen Vergleich die Energieausgabe hierbei zu 1% des Ruheumsatzes und ferner nur eine Verdopplung der Ventilationsgröße an, so ist $E_R = {}^1/_2\%$ von E, d. h., *die für die Lokomotion des „täglichen Lebens" verausgabte Energie fällt im gesamten Energiehaushalt nicht ins Gewicht.* Das bedeutet, daß das Schwimmen der Dytisciden eine energetisch außerordentliche günstige Art der Lokomotion darstellt. Alle Einrichtungen, Körperbau, Lokomotionsorgane und Lokomotionsform sind so gut spezialisiert und wirken auf eine so günstige Art zusammen, daß *im „täglichen Leben" keine nennenswerte Energieeinbuße durch die Lokomotion resultiert* ($E \gg E_R$; $E_x \approx E$), *daß aber, falls nötig, unter Einschalten sämtlicher Energievorräte ein blitzschnelles Schwimmen unter optimaler Ausnutzung dieser großen Energie möglich ist (Flucht und Beutefang*; $E \approx E_R$).

Wahrscheinlich ist diese außerordentlich günstige Energiebilanz von laufenden und fliegenden Insekten nicht angenähert erreicht. Laufende Säuger benötigen sogar zwei Drittel des täglichen Leistungsumsatzes für die Lokomotion (nach HEMPEL 1952). Der Schwimmkäfer dagegen braucht bei $\sigma_{\text{Käfer}} = \sigma_{\text{Wasser}}$ keine Kraft, um sich auf der Stelle zu halten, ferner fördert jeder Ruderschlag infolge der trägen Käfermasse und des kleinen c_w auch nach Schlagende eine sehr merkliche Strecke: die „Auslaufstrecke" ist groß. Es entfällt weiterhin jegliche Energieausgabe für andauernde Körperunterstützung sowie für Ziehen, Schieben oder Hochdrücken der Körpermasse, denn vor allem zu ihrer Vertikalbewegung muß wegen des gleichen spezifischen Gewichtes und der Möglichkeit des Aufsteigens nach dem Ballonprinzip eine ganz wesentlich geringere Arbeit geleistet werden als an Land oder in der Luft. So ist die Voraussetzung zu der so günstigen Energiebilanz durch das Medium gegeben. HEMPEL (1952) hat den Energieaufwand beim Heuschreckensprung bestimmt. Er findet den Arbeitsumsatz beim Sprung (= physiologisch durchschnittlich höchste Energieausgabe) recht genau gleich dem Ruheumsatz, nämlich 3,4 cal/h pro Gramm Tiersubstanz. Das stimmt mit meinen Befunden bei *Acilius*, nach denen der Arbeits-

umsatz bei 25,7 cm/sec Schwimmgeschwindigkeit (= physiologisch durchschnittlich höchste Energieausgabe) gleich dem Ruheumsatz ist, überein. Im Gegensatz dazu gibt nach LUDWIG (1931) Paramaecium im höchsten Fall den 12,5ten Teil seiner verfügbaren Energie für die Lokomotion aus.

Letztlich durch diese energetischen Betrachtungen ist es möglich gewesen, die „Güte" der Anpassung der Dytisciden an das Wasserleben auf exakter Grundlage zu diskutieren, denn alle Anpassungen zielen auf eine möglichst günstige Energiebilanz hin.

3. Das Steuern

Als Steuerkraft wirkt stets eine Komponente der Gegenkraft des Wassers, entweder wenn eine bestimmte Masse ruhenden Wassers durch Steuerschläge aktiv in eine bestimmte Raumrichtung beschleunigt wird, oder wenn strömendes Wasser passiv durch bestimmte Steuerflächen in eine gewisse Raumrichtung abgelenkt wird. *Acilius* bedient sich beider Möglichkeiten; es stehen ihm etwa ein Dutzend verschiedener Grund-Steuerungsmöglichkeiten zur Verfügung, die mehrminder kombiniert werden; sie sind in den Skizzen der Abb. 42 und 43 dargestellt. STRAUSS-DÜRKHEIM (1828) hat die Steuerungsverhältnisse bereits richtig angedeutet.

Horizontalkurven. — Das Eindrehen in eine weite Kurve kann durch einen Schlag des äußeren Mesopodiums begonnen werden. Meist aber werden Horizontalkurven durch stärkeres Schlagen des äußeren Metapodiums geschwommen. Dieses hat einen schnelleren und weiteren Vorzug, früheren Ruderschlagsbeginn, schnelleren Ruderschlag und viel größeren Schlagwinkel als das innere, das dadurch während des Kurvenschwimmens um einen bis mehrere Schläge überholt wird. Das entstehende Drehmoment (Abb. 42a) dreht den Käfer nach innen. Bei besonders engen Kurven wird das innere Metapodium entweder nicht vorgezogen, so daß nur das Drehmoment des äußeren wirkt, oder es steht angespannt senkrecht zur Medianen ab, so daß durch die Körpergeschwindigkeit ein Drehmoment in umgekehrter Richtung induziert wird (b), das sich zu dem des Außenbeins addiert. So kann der Käfer auch beim sehr schnellen Schwimmen blitzartig wenden, wobei er meist mit der Frontalebene senkrecht aufkippt und mit der breiten Dorsalseite noch bremst (s. oben). Meso- und Metapodien alternieren normal; die Mesopodien schlagen bei kleinerem Krümmungsradius der Kurve stärker nach außen und werden bei ganz engen Kurven eingelenkt. Schließlich ergibt auch ein verschieden schnelles Vorziehen der Metapodien eine Horizontaldrehtendenz nach der Seite des schnelleren.

Tauchen mit Bremsschlag. — Der schnell horizontal gleitende Rumpf bekommt ein nach unten gerichtetes Drehmoment, indem die Mesopodien einen kräftigen Bremsschlag machen (c) und in der Bremsstellung schräg nach oben stehenbleiben (d). Das Drehmoment wird

zunächst durch die Mesopodienbewegung selbst, dann allein durch den Wasserdruck auf die in „Tiefensteuerstellung" stehenden Ruderflächen erzeugt. Darauf treiben heftige Metapodienschläge den Käferkörper in der eingestellten Richtung schräg abwärts weiter, wobei die Mesopodien in Tiefensteuerstellung verharren. Diese Tauchart ergibt ein zunächst flaches, dann zunehmend steileres Absteigen aus schneller Horizontalbewegung über eine große Strecke.

Tauchen mit überwiegender Tarsenabbiegung. — Durch langandauernde Kontraktion der Tarsen- und Klauenmuskel werden die beiden gesamten Tarsi gegen die Spitze zunehmend nach unten gebeugt. Gleichzeitig wird das Bein im Trochanter-Femur-Gelenk etwas verdreht, so daß die Schlagfläche nicht ganz vertikal steht, sondern etwas nach unten geneigt ist. Hierdurch entsteht eine kleine aufwärtsgerichtete Komponente des Wasserdrucks (e), die, da sie hinter dem Schwerpunkt angreift, den Käfer leicht nach unten kippt. Diese Schlagart wird nur zum sehr allmählichen Tauchen und zur leichten Vertikalsteuerungskorrektur gebraucht. Sie ist kein eigentlicher Tauchschlag, sondern erteilt nur beim normalen Ruderschlag einen leichten Abwärtsimpuls.

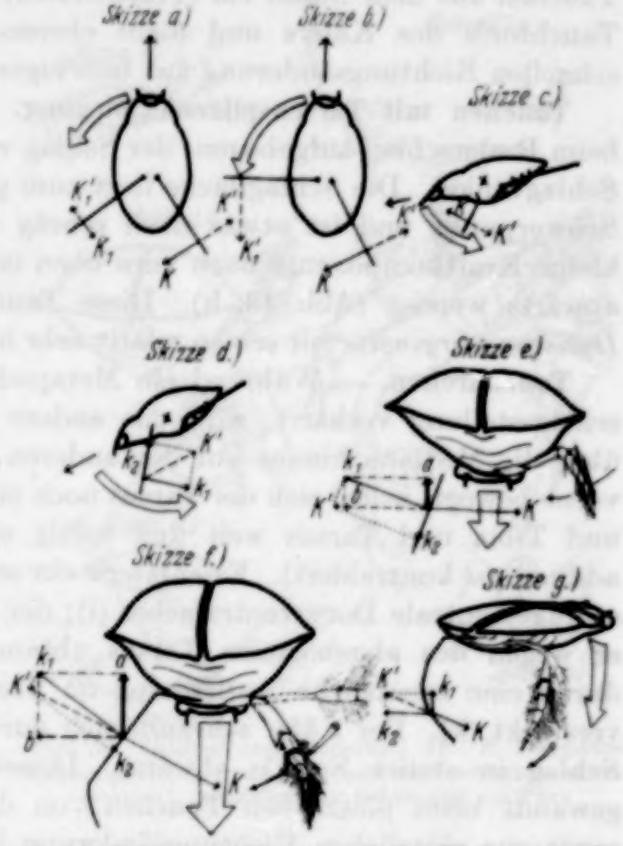


Abb. 42. Skizzen zur Steuerung I. Die Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung desjenigen Körperteils an, an dem sie beginnen. $K = K'$; K' entspricht geometrisch $k_1 + k_2$, k_1 entspricht geometrisch $a + b$; a = Auftriebskomponente. In den Skizzen *e*, *f* und *g* ist rechts die Beinstellung skizziert, links der Bewegungsverlauf angedeutet. Ausführliche Erklärung im Text

Tauchen mit überwiegendem Femuraufkippen. — Das Bein wird im Femur-Trochanter-Gelenk stark abgebeugt. Dadurch stellt sich die gesamte Schlagfläche bis 45° schräg nach hinten-unten. Es entsteht so eine starke Druckkomponente nach oben, die den Käfer sehr schnell tauchen läßt (f). Zusätzlich können noch die Tarsen abgebogen sein. Bei fortgeschrittenem Ruderschlag kann durch kräftigen Zug des Musculus flexor tibiae noch die Tibia heftig eingeklappt werden, wodurch

der Tarsus mit der Breitseite fast senkrecht nach unten-mediad geführt wird. Dies ergibt einen äußerst starken Kippimpuls; werden beide Beine so bewegt, kippt der Käfer augenblicklich senkrecht nach unten ab (g). Diese Schlagart dient zum plötzlichen Umschalten einer schnellen Horizontal- zur Vertikalbewegung und leitet zum schnellstmöglichen Tauchen aus dem Stand ein (Fluchtreflex). Sie ist die wirkungsvollste Tauchform des Käfers und dient ebenso wie das Tauchdrehen zur schnellen Richtungsänderung aus beliebiger Lage.

Tauchen mit Tarsenspitzenaufbiegung. — Die Tarsenspitze bleibt beim Ruderschlag aufgebogen; der Schlag verläuft langsam mit kleinem Schlagwinkel. Die Schlagfläche liegt zum größten Teil etwas über dem Schwerpunkt und ist etwas nach schräg unten geneigt, so daß eine kleine Kraftkomponente nach vorn oben entsteht, die den Käfer leicht abwärts wendet (Abb. 43, h). Diese Tauchart ist besonders gut bei *Dytiscus marginalis* mit seinen relativ sehr langen Beinen zu beobachten.

Tauchdrehen. — Während ein Metapodium in beginnender Ruderschlagsstellung verharrt, wird das andere äußerst heftig nach hinten über die Mediane hinaus auf der anderen Seite noch ein Stück nach vorne bewegt, wobei sich der Tarsus noch ein Stück nach unten abbiegt und Tibia und Tarsus weit und heftig eingeklinkt werden (Musculi adductores kontrahiert). Es entsteht ein starkes Drehmoment um eine schräge zentrale Dorsoventralachse (i); der Käfer wirbelt herum, wobei er wegen des abgebogenen Tarsus abtaucht. Der Taucheffekt wird durch eine zusätzliche Auslenkung im Trochanter-Femur-Gelenk sehr verstärkt (k). Der Käfer schraubt sich durch einen einzigen derartigen Schlag in steiler Spirale abwärts. Dieses „Tauchdrehen" wird angewandt beim plötzlichen Tauchen von der Oberfläche bei Störung, sowie zur plötzlichen Richtungsänderung beim schnellen Schwimmen. Die neue Richtung verläuft in einer anders geneigten Ebene in spitzem Winkel zur alten zurück („Hakenschlagen").

Tauchen mit Abdominalauftrieb. — Dies ist eine langsame Vorwärtsbewegung mit allmählicher Auftriebsverlagerung nach hinten. Das überkompensierte Abdomen dreht den Käfer nach schräg unten; kräftigere Normalschläge der Metapodien drücken ihn abwärts. Große Strecken gleichmäßigen Tauchens werden so bewältigt, daß sich der Käfer mit Hilfe des Abdominalauftriebs in die gewünschte Schräglage stellt und mit gleichmäßigen Normalschlägen in dieser Richtung geradlinig weitertaucht. Schließlich kann *Acilius* — durch Kompression der Atemluft etwas unterkompensiert — manchmal in irgendeiner Stellung bis zum Grunde absinken.

Auftauchen mit Mesopodienschlägen. — Aus Ruhe oder mittelschneller Geschwindigkeit kippen ein oder wenige heftige Mesopodienschläge den Rumpf vorne auf (l). Mit kräftigem Metapodienschlag lenkt der Käfer

in die neue Richtung ein. Der nächste alternierende Mesopodienschlag drückt ihn noch steiler aufwärts usw. So resultiert ein bogenförmiges Aufsteigen auf einer längeren Bahn. Die Bahn wird sehr verkürzt, wenn der Käfer zunächst durch mehrere, schnell aufeinanderfolgende Mesopodienschläge steiler aufgerichtet wird. Im Grenzfall erfolgt ein plötzliches Senkrecht-nach-oben-Schnellen durch die Mesopodien, worauf die Metapodien den Käfer sehr rasch senkrecht nach oben treiben. Meist dreht er sich dabei um seine Längsachse und kippt auch nicht selten um, so daß er mit der Ventralseite an die Oberfläche kommt und sich dann umdrehen muß. Oft setzen beim normalen Aufsteigen kurz unter der Oberfläche die Metapodien aus, und nur die Mesopodien ziehen den Käfer, synchron und häufig auch alternierend schlagend, bis zur Berührung mit der Oberfläche hoch, worauf ihn einige Metapodienschläge in die Atemstellung drehen.

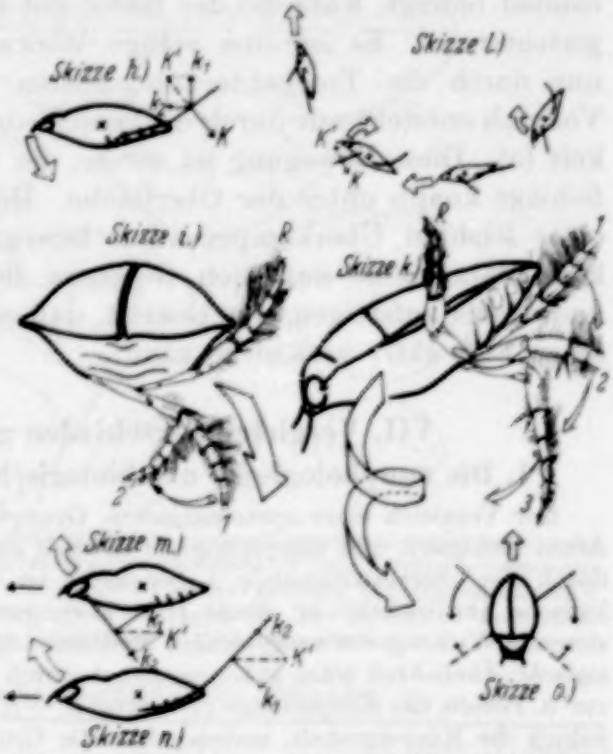


Abb. 43. Skizzen zur Steuerung II. *R* Ruhendes Metapodium; *1*, *2* und *3* Phasen des bewegten Metapodiums. Ausführliche Erklärung im Text

Auftauchen durch Mesopodienruder. — Diese Bewegungsart erfolgt nur aus sehr schneller Schwimmgeschwindigkeit. Die Mesopodien verharren in halber Vorzugsstellung, schräg nach hinten weisend, während die Metapodien kräftig schlagen. Es entsteht eine starke, aufwärts gerichtete Vertikalkomponente des Wasserdrucks (m), die das Vorderteil anhebt.

Auftauchen mit Tarsenaufkippen. — Auch diese Bewegungsart erfolgt nur aus schnellem Schwimmen. Die Metapodien verharren nach sehr kräftigem Ruderschlag in halber Vorzugsstellung, während die Tarsen schräg nach hinten aufgebogen sind. Während die Geschwindigkeit schnell abnimmt, kippt der Käfer durch eine schräg nach hinten-unten gerichtete Komponente des Wasserwiderstands (n) vorne auf. Meist verstärkt diese Stellung einen vorausgegangenen Mesopodienschlag und wird auch oft von Mesopodienschlägen unterstützt, wenn die Geschwindigkeit schon stark abgesunken ist. Bei dieser Art von Auftauchen

wird also die kinetische Energie des schnell bewegten *Aciliu*s-rumpfes während der langen Auslaufstrecke zum Teil zum Aufwärtsrichten benutzt.

Auftauchen mit Gegenschlägen und Abdominalauftrieb. — Hierbei wird das starr gestreckt bleibende Bein schnell frontad und langsam caudad bewegt, während der Käfer mit dem Abdomen steil nach oben gerichtet ist. Es ist eine völlige Wirkungsumkehr; der Rumpf wird nur durch die Trochanterantagonisten sachte nach oben gedrückt; Vortrieb entsteht nur durch die verschieden schnelle Schlaggeschwindigkeit (o). Diese Bewegung ist selten; der Käfer macht stets nur wenige Schläge knapp unter der Oberfläche. Häufig dagegen steigt er infolge einer leichten Überkompensation bewegungslos vom Boden auf. Er kann dabei ohne äußerlich sichtbare Bewegung absteigen, schweben und wieder aufsteigen, was beweist, daß er das Volumen der eingeschlossenen Luft aktiv verändern kann.

VII. Vergleich verschieden großer Dytiseiden

1. Die morphologische und biologisch-ökologische Ähnlichkeit

Der Vergleich einer systematischen Gruppe ist nur dann sinnvoll, wenn die Arten biologisch und morphologisch ähnlich sind. Die *biologische Ähnlichkeit* ist durch die übereinstimmende Lebensweise im gleichen Biotop („biologisch-ökologische Ähnlichkeit" im Sinne HEMPELS), ganz besonders durch die homogenisierende Wirkung des umgebenden Mediums ohne weiteres gegeben. Die *morphologische Ähnlichkeit* wäre gekennzeichnet durch die Isometrie des Körpergewichts zur 3. Potenz der Körperlänge ($L = \text{prop } G^{1/3}$); da für die Unterwasserschwimmer jedoch die Körpergestalt, insbesondere die Größe der Stirnfläche q in Bezug auf die Gesamtlänge von größerer Bedeutung ist, möchte ich das Verhältnis der Stirnfläche zum Quadrat der Körperlänge ($q = p \cdot l^2$) als Kennzeichen für die morphologische Ähnlichkeit benutzen. Die Messung von q erfolgte nach der beschriebenen photographischen Methode, die q-Werte sowie die der absoluten und relativen Länge der Metapodien in gestrecktem Zustand stehen in Tabelle 5; die Umrisse der Stirnflächen sind in Abb. 44 aufgezeichnet.

Demnach sind die Dytisciden weitgehend ähnlich gebaut (Größenvergleich 1:17,5); mit geringerer Körperlänge werden sie etwas gedrungener (Ansteigen des Proportionalitätsfaktors p); die dorsoventrale Abplattung tritt bei kleineren Käfern stark zurück, wie die Abb. 44 erkennen läßt. Die scharfe Elytralkante verschwindet bei den kleinsten Formen. *Hyphydrus ferrugineus* („Kugelschwimmer") ist besonders gedrungen, *Ilybius fuliginosus* besonders lang. Die Körpergestalt der großen (l = 35—17 mm), mittleren (l = 15—4,5 mm) und kleinen (l = unter 4,5 mm) Dytisciden ist jeweils besonders ähnlich. Die relative Beinlänge variiert stärker. Die Ähnlichkeit der äußeren Körpergestalt, der Lokomotionsorgane und ihrer Umgestaltung sowie des Bewegungsmodus läßt in gewissen Grenzen auf eine Ähnlichkeit der inneren Organe, insbesondere der Muskeln schließen; der Anteil der Lokomotionsmuskulatur am Gesamtkörper bzw. das Verhältnis des Gesamtquer-

schnitts der Lokomotionsmuskulatur zu q ist wohl angenähert konstant. [Nach Polke (1949) ist das Verhältnis Chitin-(Weichteile + Wasser) bei sehr verschieden großen Carabiden konstant.] Der äußeren morphologischen Ähnlichkeit entspricht ein mehrminder konstantes c_w; es wird

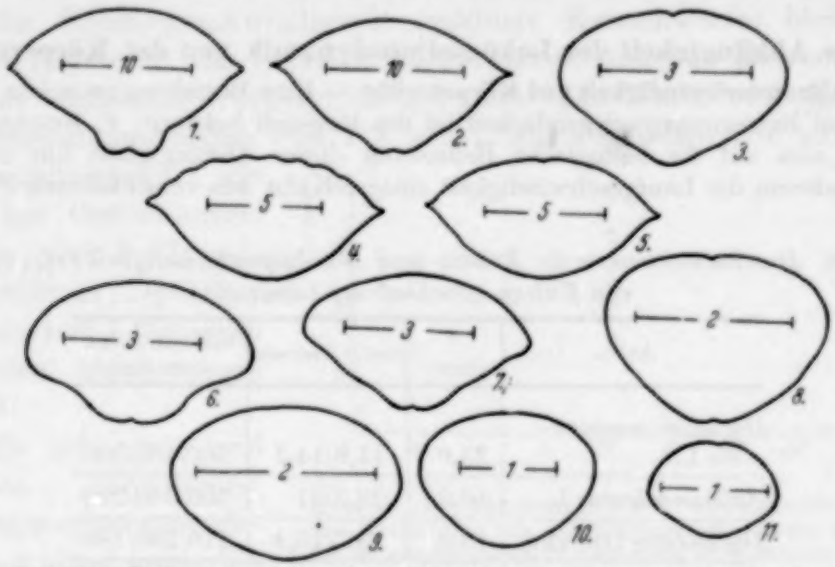


Abb. 44. Die Stirnflächen (= größte Schnittflächen in der Transversalebene) verschieden großer Dytisciden. Die Einheit des eingezeichneten Maßstabs ist mm. *1 Dytiscus marginalis*; *2 Cybister lateralimarginalis*; *3 Agabus chalconatus*; *4 Acilius sulcatus* ♀; *5 Acilius sulcatus* ♂; *6 Ilybius fuliginosus*; *7 Agabus bipustulatus*; *8 Hyphydrus ferrugineus*; *9 Laccophilus obscurus*; *10 Bidessus unistriatus*; *11 Bidessus geminus*

Tabelle 5. *Die morphologische Ähnlichkeit der Dytisciden.* $q = p \cdot l^2$

Art	l (mm)	q (mm²)	l^2	p	Beinlänge (mm)	Beinlänge (% von l)
Dytiscus marginalis .	35	118	1225	$9{,}6 \cdot 10^{-2}$	28	80
Cybister lateralimarg.	32	100	1024	$9{,}8 \cdot 10^{-2}$	22	69
Acilius sulcatus ♀ . .	17	34	289	$11{,}7 \cdot 10^{-2}$	13,3	78
Acilius sulcatus ♂ .	16,5	31,1	272	$11{,}4 \cdot 10^{-2}$	13	79
Ilybius fuliginosus .	10,5	10,6	110	$9{,}6 \cdot 10^{-2}$	7	67
Agabus bipustulatus	9,5	10,4	90	$11{,}6 \cdot 10^{-2}$	6,6	69
Agabus chalconatus .	8,3	8,8	69	$12{,}8 \cdot 10^{-2}$	6,0	72
Laccophilus obscurus	4,6	3,17	21	$15{,}1 \cdot 10^{-2}$	3,0	65
Hyphydrus ferrugineus	4,3	4,36	18,5	$23{,}5 \cdot 10^{-2}$	3,7	86
Bidessus unistriatus	3,0	1,82	9	$21{,}0 \cdot 10^{-2}$	2,3	77
Bidessus geminus . .	2,0	0,75	4	$18{,}8 \cdot 10^{-2}$	1,6	80

bei den kleineren Käfern nur unwesentlich zunehmen. Aus der biologisch-morphologischen Ähnlichkeit läßt sich (mit Vorbehalt) auf eine physiologische Ähnlichkeit bei den Dytisciden schließen; insbesondere nehme ich an, daß sich die η-Werte nicht wesentlich ändern (s. aber

Hydroporinen!). So lassen sich die bewegungsphysiologischen Werte der verschieden großen Dytisciden sinnvoll zueinander in Beziehung setzen. Allerdings haben die folgenden Berechnungen wegen der vielen Abstraktionen nur den Charakter von groben Überschlagsrechnungen.

2. Die Abhängigkeit der Lokomotionsdynamik von der Körpergröße

Schwimmgeschwindigkeit und Körpergröße. — Eine Beziehung zwischen Körperlänge und Bewegungsgeschwindigkeit ist des längeren bekannt; v. BUDDENBROCK (1934) „wies auf die biologische Bedeutung dieser Abhängigkeit hin und maß unter anderem die Laufgeschwindigkeit einiger Käfer aus verschiedenen Familien.

Tabelle 6. *Durchschnittswerte der Relativ- und Absolutgeschwindigkeit (v_{rel} und v_{abs}) von Käfern verschiedener Länge (l)*

Art	l (mm)	v_{rel} ⌀/$v_{rel\ max}$	$v_{abs\ max}$/⌀/min (mm/sec)
Dytiscus marginalis L.	35,0	11,6/14,3	500/400/300
Acilius sulcatus L. .	16,25	22,3/31	500/360/260
Ilybius ater DEGEER.	13,0	15,3/16,2	210/200/180
Ilybius fuliginosus F.	11,0	20,5/22,7	250/225/200
Ilybius fuliginosus F.	10,0	21 /22,5	225/210/180
Agabus bipust. L. .	10,0	20 /22	220/200/180
Ilybius fuliginosus F.	9,5	20,9/22,1	210/200/190
Agabus chalc. PANZ.	8,0	21 /21,3	170/168/160
Laccophilus obscurus PANZ. . . .	4,6	24,1/26	120/110/100
Hyphydrus ferrugineus L.	4,3	25,9/27,9	120/120/100
Hygrotus inaequalis F.	3,0	23	70
Bidessus geminus F.	2,0	22,6/27,2	55/ 45/ 40

Er fand, daß die Laufgeschwindigkeit relativ zur Körperlänge (Relativgeschwindigkeit, Körperlängenzeit^{-1}) bei zunehmender Körpergröße nur wenig sinkt" (HEMPEL). Einen Vergleich systematisch und biologisch-ökologisch einheitlicher Insektengruppen führte HEMPEL (1954) durch. Unter anderem fand er bei den Carabiden annähernd konstante Relativgeschwindigkeit; die Laufgeschwindigkeit wächst proportional $G^{0,35}$. Ich habe geprüft, ob die den Carabiden nahe verwandten Dytisciden ebenfalls über konstante Relativgeschwindigkeit verfügen. Dazu wurden unter sorgfältiger Beachtung aller Fehlerquellen aus 66 Filmaufnahmen über 1000 Einzelbilder ausgemessen. Jeder Punkt in Abb. 45 ist der Wertedurchschnitt einer Filmaufnahme. Die Geschwindigkeitswerte sind in Tabelle 6 zusammengefaßt.

Es ergibt sich, daß die Relativgeschwindigkeit mit zunehmender Körpergröße nur wenig sinkt; die großen Käfer schwimmen angenähert um soviel schneller, je länger sie sind. Die durchschnittlichen Relativ-

geschwindigkeiten sind: Alle Dytiscidae 20,7; ohne Dytiscus 21,5; Dytiscini 16,9; Colymbetini 19,8; Hydroporini + Laccophilini 23,9. Im einzelnen läßt sich sagen:

1. Die Absolutgeschwindigkeit nimmt mit steigender Körpergröße zu.

2. Die Relativgeschwindigkeit (exklusiv Extremwerte) bleibt angenähert konstant. Die Relativgeschwindigkeit (inklusiv Extremwerte) sinkt mit steigender Körpergröße schwach. Die Werte verhalten sich bei Größenunterschieden von 1:8 wie 1:1,5, abgesehen von extremen Artschwankungen wie 1:1,3, bei Größenunterschieden von 1:17 zwischen größtem *(Dytiscus)* und kleinstem *(Bidessus)* Dytisciden immer noch wie 1:2!

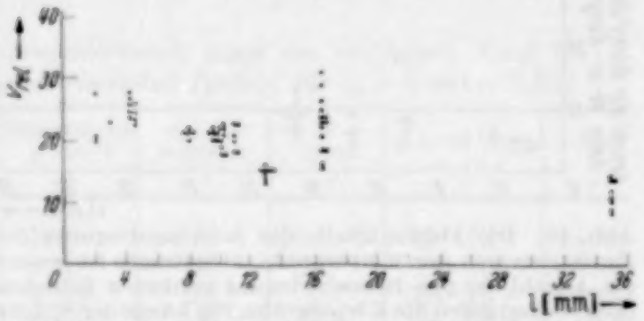


Abb. 45. Die Abhängigkeit der Relativgeschwindigkeit der Dytisciden von der Körpergröße. Jeder Punkt ist der Wertedurchschnitt von etwa 15 Filmbildchen. Die Relativgeschwindigkeit sinkt mit steigender Körpergröße nur wenig

3. Es gibt gute und schlechte Schwimmer, schlechterschwimmende *Arten* vor allem unter den Colymbetinen. Die *Individuen* unterscheiden sich nicht nennenswert. Die kleinsten Dytisciden ($v_{rel} = 20—25$) sind sehr gute Schwimmer, *Dytiscus* ($v_{rel} = 11{,}6—14{,}3$) ist mit Abstand der schlechteste Schwimmer.

4. Die höchste Absolutgeschwindigkeit erreicht *Dytiscus* ($v_{max} > 50$), die höchste Relativgeschwindigkeit *Acilius* ($v_{rel\,max}$ = kurzfristig über 30).

Es ist nicht uninteressant, meine Werte für die Dytisciden mit denen zu vergleichen, die Hempel (1954) für die naheverwandten Carabiden erhalten hat. Demnach verfügen die Dytisciden über eine doppelt bis dreifach so hohe maximale Relativgeschwindigkeit wie die Carabiden. Der *schnellste Carabide* (*Carabus auratus*; $l = 23{,}5$ mm) erreicht mit $v_{abs\,max} = 23{,}3$ cm/sec nur eine Relativgeschwindigkeit von 10, die aber der *langsamste Dytiscide (Dytiscus)* schon erreicht, der schnellste *(Acilius)* dreifach übertrifft! Die Werte für v_{rel} verhalten sich bei den Dytisciden maximal wie 1:2 bei Größenunterschieden von 1:17, bei den Carabiden maximal wie 1:3, im Durchschnitt wie 1:2 bei Größenunterschieden von nur 1:6! Die Dytisciden befolgen also einen Teil der „Teissierschen Regel der biologischen Ähnlichkeit", nach der sich „bei verschieden großen Vertretern einer systematischen Gruppe die homologen Zeiten zueinander wie die homologen Längen eines Tiers" verhalten, noch genauer als die Carabiden; die Anpassung der Dytisciden-Entwicklungsrichtung ist also auch nach diesem Gesichtspunkt als gut zu bezeichnen. Die im ganzen doch sehr konstante v_{rel} ist wohl der Wirkung des Lebensraums „Wasser" zuzuschreiben, der

für jede Lokomotion ja die gleichen, konstant bleibenden Voraussetzungen bietet. Die konstante Relativgeschwindigkeit ist nach v. BUDDENBROCK (1934) Voraussetzung für das Auftreten größerer Arten. Die große Relativgeschwindigkeit ergibt einen großen „Umweltsradius", wodurch ein wichtiger Selektionsfaktor, die Chance des Beutefindens, vergrößert wird.

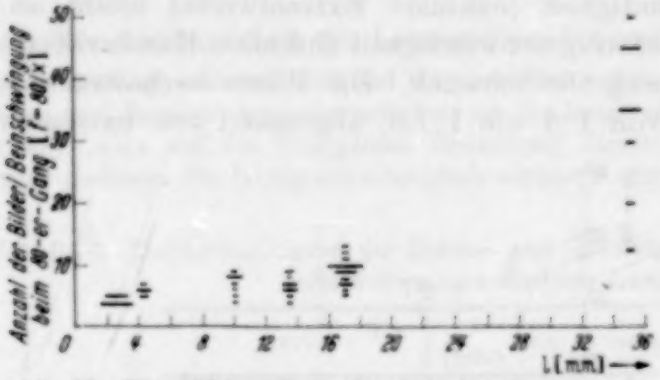


Abb. 46. Die Abhängigkeit der Schwimmfrequenz der Dytisciden von der Körpergröße. Aufgetragen ist jeweils die Anzahl der pro Beinschwingung gefilmten Bildchen (80er-Gang) gegen die Körpergröße. Die Länge der Striche entspricht der Häufigkeit des Auftretens der entsprechenden Frequenzen. Siehe auch den Text

Schlagfrequenz und Körpergröße. — Ein Vergleich ist schwierig, da den Käfern ein großer Frequenzumfang zur Verfügung steht. Für verschiedene Schwimmgeschwindigkeiten werden jedoch von den einzelnen Käfern verschiedene Schlagfrequenzen bevorzugt, die mit fallender Körpergröße steigen und filmisch gemessen werden können. Besonders interessant sind die Maximalfrequenzen der Extremlängen. Aus der Auszählung von 100 Meßreihen (jeweils mindestens 10 Einzelbilder) ergeben sich die Werte der Tabelle 7; zudem sind die Frequenzwerte in einem Schaubild (Abb. 46) zusammengestellt.

Tabelle 7. *Schlagfrequenzen bei verschiedenen Körperlängen*

Art	Länge (mm)	f beim normalen Schwimmen	f_{min} beim schnellen Schwimmen	f_{max} ⌀ beim schnellen Schwimmen	$f_{max\ abs.}$ (Einzelschläge) berücksichtigt)
Dytiscus marginalis .	35	2	1,2	5	5,5
Acilius sulcatus . . .	17	5	6	10	16
Ilybius ater	13,5	6	9	11	20
Ilybius fuliginosus . .	17	7	9	13	20
Hydroporus spec. . .	4,3	10	11	16	20
Hydroporus palustris .	2,7	16	16	20	27

Aus Zeitlupenfilmen und langer Beobachtung läßt sich folgern: 1. Größere Käfer haben eine kleinere Normalfrequenz. 2. Größere Käfer haben einen größeren Frequenzumfang. 3. Kleinere Käfer bewegen sich mit der Normalfrequenz näher an der Maximalfrequenz; sie können ihre Frequenz nicht so sehr steigern wie größere. 4. Die schnellsten Fluchtschläge sind bei verschieden großen Käfern verhältnismäßig wenig unterschieden. 5. Die kleinsten Dytisciden (5—2 mm) schwimmen fast immer mit maximaler Schlagfrequenz, Amplitude und Geschwindigkeit. 6. Je kleiner die Käfer sind, desto gleichmäßiger sind die Schlagabstände, desto gleichmäßiger ist die Schwimmbahn, desto gleichförmiger die Geschwindigkeit. 7. Je kleiner die Käfer sind,

desto weniger können sie Schlagfrequenz und Schwimmgeschwindigkeit (vor allem nach unten) variieren. 8. Die kleinsten Käfer bewegen beim normalen Schwimmen die Propodien mit, die großen nie. — Die bisherigen Ergebnisse sollen am Schluß des Kapitels zusammen mit den energetischen Befunden diskutiert werden.

Energiehaushalt und Körpergröße. — Die Stirnflächen- und Geschwindigkeitsmessungen ermöglichen die Berechnung des Schwimmwiderstands bei der durchschnittlichen Maximalgeschwindigkeit. In Tabelle 8 sind die Werte unter Angabe der R_e zusammengestellt.

Tabelle 8. *Größe des Schwimmwiderstands gegen die verfügbare Kraft bei durchschnittlicher Maximalgeschwindigkeit (geltend für $c_w = \text{const} = 0{,}25$)*

Art	Länge (mm)	Stirnfläche q (cm²)	$v_{\varnothing\,max}$ (cm/sec)	W (dyn)	$p = (W \cdot l^{-2})$	R_e
Dytisc. marg.	35	1,18	40	236	$21 \cdot 10^{-2}$	14000
Acilius sulc.	17	0,33	36	54	$19 \cdot 10^{-2}$	6100
Ilyb. fulig.	10,5	0,106	22	6,4	$5{,}8 \cdot 10^{-2}$	2300
Agabus bipust.	9,5	0,104	20	5,2	$5{,}8 \cdot 10^{-2}$	1900
Agabus chalc.	8,3	0,088	17	3,2	$4{,}6 \cdot 10^{-2}$	1400
Laccoph. obscur.	4,6	0,0317	11	0,48	$2{,}3 \cdot 10^{-2}$	500
Hyphydr. ferrug.	4,3	0,0436	11	0,65	$3{,}5 \cdot 10^{-2}$	470
Bidess. unistr.	3,0	0,0182	7	0,114	$1{,}3 \cdot 10^{-2}$	210
Bidess. gemin.	2,0	0,0075	4,5	0,019	$0{,}5 \cdot 10^{-2}$	90

Der Schwimmwiderstand nimmt mit geringerer Körperlänge sehr erheblich ab, es läßt sich jedoch keine definierte Beziehung zur Körperlänge finden. Wenn man nun auf Grund der oben bewiesenen Ähnlichkeit annimmt, daß die Muskelmasse relativ zur Körpermasse nach Lage und Ausbildung angenähert konstant bleibt, und wenn man weiter annimmt, daß bei der Maximalgeschwindigkeit stets die gesamte Muskelkraft (oder jedenfalls der gleiche Prozentsatz) eingesetzt wird, so läßt sich in etwa festlegen, wie groß die jeweils verfügbare Muskelkraft gegen den jeweils zu überwindenden Schwimmwiderstand ist. Ist die Muskelkraft K proportional dem Gesamtmuskelquerschnitt Q und dieser nach obigem proportional dem Quadrat der Körperlänge l, so gilt: $K \mathrel{\widehat{=}} Q \mathrel{\widehat{=}} l^2$. Die Kraftausgabe K' ist gleich dem Schwimmwiderstand W und für die obengenannte Einschränkung gleich der insgesamt für die Lokomotion verfügbaren Kraft K: $K' = K = W$; somit ist der Schwimmwiderstand proportional dem Körperlängenquadrat: $W = p \cdot l^2$. Je größer der Proportionalitätsfaktor p ist, desto mehr von der Gesamtkraft verzehrt der Schwimmwiderstand, desto ungünstiger wird das Schwimmen mit v_{max} für den Käfer.

Die in Tabelle 8 ausgerechneten Werte fallen, über die ganze Größenskala der Dytisciden betrachtet, (1:17) stark ab (etwa im Verhältnis 40:1). Bei den großen, mittleren und kleinen Käfern sind sie aber relativ wenig verschieden. Unter den oben gemachten Einschränkungen für die genaue Gültigkeit der Werte kann man sagen, daß die großen,

mittleren und kleinen Käfer bezüglich ihres Kräftehaushalts ähnlich sind; d.h. *es steht ihnen zur Überwindung des für ihre spezifische Maximalgeschwindigkeit resultierenden Wasserwiderstands eine relativ gleichgroße Muskelkraft zur Verfügung.* Mit sinkender Körpergröße steht relativ mehr „Schwimmkraft" zur Verfügung; *kleinere Käfer sind also leistungsfähiger als große.*

Nun wäre es zweckmäßig, die für *Acilius* ausführlich angestellten energetischen Betrachtungen auch auf die anderen, verschieden großen Dytisciden auszudehnen. Auf Messungen mußte verzichtet werden, jedoch ist ein roher Vergleich des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz als erste diesbezügliche Diskussionsbasis wohl möglich. Unter Voraussetzung der Gültigkeit der KITTELschen Befunde (1941), nach denen der O_2-Konsum der Insekten proportional ihrer Körpermasse M ist, läßt sich im Ähnlichkeitsfall sagen: (O_2-Konsum)/$t \triangleq M \triangleq l^3$. Rechnet man danach die für *Acilius* gefundenen Werte um und vergleicht sie mit den Leistungsgrößen für v_{max} der verschiedenen anderen Dytisciden, so erhält man die gewünschte Größe E_R/E. Schließlich kann man sie zum Vergleich auf $E_R/E_{Acilius} = {}^1/_1$ beziehen. In der Tabelle 9 sind diese Berechnungen zusammengefaßt. Es sei nochmals erwähnt, daß diese im Dimensionsansatz gefundenen Werte keinen Anspruch auf genaue Gültigkeit haben.

Tabelle 9. *Die Größe des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz bei verschieden großen Dytisciden für* $v_{max} \varnothing$; $\eta_{ges} = 0{,}10$

Art	$L = W \cdot v_{max} \varnothing$ (erg/sec)	Stündlich konsumierte O_2-Menge (mm^3)	Stündlich zur Verfügung stehende Energie E (cal/h)	Stündlich für Schwimmen verausgabte Energie E_R (cal/h)	$\frac{E_R}{E}$	$\frac{E_R}{E}$ für *Acilius* = 1/1
Dyt. marg. . . .	9440	1261	6,1 3	8,16	1,33	1/1,85
Acil. sulc. . . .	1908	137	0,67	1,65	2,46	1/1
Ilyb. fulig. . . .	140,8	34,00	0,165	0,122	0,74	1/3,33
Agab. bipust. . .	104	25,2	0,123	0,0898	0,73	1/3,37
Agab. chalc. . .	54,4	16,82	0,0817	0,0470	0,575	1/4,28
Lacc. obsc. . . .	5,28	2,85	0,0138	0,00456	0,330	1/7,4
Hyphydr. ferrug.	7,15	2,35	0,0114	0,00612	0,537	1/4,58
Bidess. unistr. .	0,80	0,79	0,00384	0,00069	0,179	1/13,78
Bidess. gemin. .	0,0874	0,235	0,00114	0,0000755	0,066	1/37,30

Demnach ist für den oben auf exakte Weise berechneten Fall, daß für *Acilius* der Arbeitsumsatz gleich dem Ruheumsatz ist ($v = 25{,}7$ cm/sec) für alle anderen Dytisciden der Arbeitsumsatz auch bei Maximalgeschwindigkeit kleiner als der Ruheumsatz, sogar bei *Dytiscus* nur die Hälfte (aber nur wegen seiner sehr kleinen Relativgeschwindigkeit), bei den Colymbetini $^1/_3$—$^1/_7$ bei den kleinsten Formen der Hydroporini sogar nur $^1/_{10}$—$^1/_{40}$ davon. Das heißt aber, daß *die Lokomotionsenergie* E_R *bei kleineren Käfern immer weniger ins Gewicht fällt.* — Nun möchte ich abschließend die in diesem Kapitel festgestellten Befunde diskutieren und mit den Beobachtungen, die ich an den lange Zeit im Aquarium gehaltenen Formen gemacht habe, vergleichen.

Diskussion der Ergebnisse. — Nach den Überlegungen dieses Kapitels sind die größten Dytisciden energetisch am meisten benachteiligt. Das

wirkt sich auch auf ihre Schwimmgewohnheiten aus: So erreicht *Dytiscus* nur eine recht geringe Relativgeschwindigkeit; eine größere „kann er sich nicht leisten". Seine Umwelt ist relativ klein. Er ist (bezüglich v_{rel}) der weitaus schlechteste Schwimmer und bestätigt, da er auch weitaus der größte ist, besonders deutlich, daß v_{rel} mit zunehmender Körpergröße wenig, aber doch merklich abnimmt (v. BUDDENBROCK 1934, HEMPEL 1954 und meine Messungen). Im Vergleich mit anderen Wasserkäfern ist er außerordentlich träge (langsames Schwimmen, träge Schwimmbewegungen, viele lange Pausen, selten große Strecken schwimmend). All das weist wohl darauf hin, daß *Dytiscus* als größter Vertreter seiner Familie das Entwicklungsoptimum längst überschritten und das Entwicklungsmaximum erreicht hat. Der Lokomotionsaufwand fällt in seinem Energiehaushalt bereits stark ins Gewicht und erlaubt ihm nicht mehr die große Relativgeschwindigkeit und die Schwimmfreudigkeit der kleineren Gattungen. Das heißt nun nicht, daß *Dytiscus* im ganzen gesehen schlecht angepaßt ist. Er hat sich auf Langsamschwimmen spezialisiert und senkt dadurch stark sein E_R (man sieht ihn kaum mit $v_{rel} > 5$ schwimmen!); seine Schwimmhaarsäume sind verhältnismäßig sehr viel mächtiger als die der kleinen Gattungen. Dies ist sehr nützlich, da eine Schubvergrößerung durch Frequenzerhöhung nicht in Frage kommt.

Die *mittelgroßen Colymbetini* sind wesentlich lebhafter, schwimmfreudiger, relativ schneller. Bei warmer Witterung schwimmen sie stundenlang mit unverändert mittelschneller Geschwindigkeit ohne wesentliche Pausen, wobei der für die Lokomotion ausgegebene Energiebruchteil weniger ins Gewicht fällt. Er würde den größeren Käfern nur eine sehr geringe Geschwindigkeit erlauben.

Die *sehr kleinen Hydroporini und Laccophilini* sind fast pausenlos in Bewegung; die Zeit des Luftholens beträgt nur wenige Sekunden. Sie entwickeln auch beim normalen Schwimmen eine sehr hohe Relativgeschwindigkeit und eine unerhört große Normalfrequenz (etwa 20 Hz; übertroffen bei den Wasserkäfern nur von Gyrinus mit 40 Hz!), die sie gar nicht wesentlich zu steigern vermögen. Ihre Schwimmgeschwindigkeit ist demnach sehr viel konstanter. Ich habe die kleinen Hydroporinen in meinem Aquarium einmal einen ganzen Tag lang fast ununterbrochen beobachtet: Die Pausen beschränken sich tatsächlich nur auf Luft- und Nahrungsaufnahme; ansonsten ziehen die Käfer ruhelos ihre Kurven, während die großen Dytisciden meist ruhig sitzen. Schon danach darf E_R gegen E nur klein sein, was die Zahlenwerte dieses Kapitels bestätigen.

Auffallend ist, daß der hydromechanische Wirkungsgrad der kleinsten *Bidessus*-Arten, ja schon der *Laccophilus*- und *Hyphydrus*-Arten nicht so „hochgezüchtet" sein kann wie bei den großen Vertretern, denn der angeschmiegte Rückzug des Beins ist bei weitem nicht so gut ausgeprägt, und die Schwimmhaarfläche ist relativ kleiner. Die hohe

Relativgeschwindigkeit kommt mehr durch die theoretisch an sich ungünstigere hohe Schlagfrequenz zustande, die hier ja energetisch möglich ist. Zudem werden regelmäßig die Propodien mitbewegt; es rudern alle 3 Beinpaare, und die Schuberzeugung ist nicht so sehr auf den Metapodientarsus konzentriert. Auch sind die Körper etwas gedrungener, und danach sind die c_w-Werte etwas höher. Diese weniger gute Anpassung können sich die kleinen Arten aber energetisch leisten; mit ihrem größeren Energievorrat können sie auch relativ *weiter* schwimmen als die großen Käfer; tatsächlich ist die Anzahl der zurückgelegten Körperlängen pro größere Zeiteinheit bei den kleinen Formen ein Vielfaches: *Dytiscus marginalis* etwa 90000, *Bidessus geminus* etwa 720000 pro 10 Std (Verh. 1:8) für zügiges Schwimmen. Jedoch können die kleineren Käfer mit ihrem relativ größeren Energievorrat *nicht schneller* schwimmen, da die Frequenz aus muskelphysiologischen Gründen nicht mehr gesteigert werden kann, und da der hydromechanische Wirkungsgrad dabei stark abfallen würde. Bei den kleineren Arten ist es besonders auffallend, daß die Beine um so länger sind, je plumper und kugeliger der Körperbau ist. Die Extreme sind der „Kugelschwimmer" *Hyphydrus ferrugineus* und der sehr gut strömungsangepaßte *Laccophilus obscurus* (s. Tabellen!). Anscheinend erhält der erstere seine trotzdem große Relativgeschwindigkeit insbesondere durch den großen Drehabstand der Ruderfläche, wodurch sich aber ein erhöhter E_R-Verbrauch ergeben muß.

So erscheint die Anpassung der kleineren Formen weit schlechter als die der großen; das fällt aber infolge der sehr viel günstigeren Energiebilanz nicht ins Gewicht.

Zusammenfassung

1. Zur Analyse des Schwimmvorgangs bei Dytisciden habe ich eine hochfrequenzkinematographische Methodik für den Makrobereich entwickelt, sowie einige Strömungsapparate gebaut.

2. Der abgeplattete *Acilius*-Rumpf erreicht bei bester Strömungsanpassung ($c_w = 0{,}23$) vorzügliche Schwimmstabilität.

3. Die — ausführlich diskutierte — Kinematik der Meso- und Metapodien ergibt zusammen mit der morphologischen Ausbildung ausgezeichnete Anpassung an das flüssige Medium und besonders an den speziellen Verwendungszweck. Meso- und Metapodien haben verschiedene Aufgaben.

4. Es wurden die Schwimmgewohnheiten, -geschwindigkeiten und -parameter von *Acilius* analysiert und ihre Zweckmäßigkeit bewiesen.

5. Den hohen Wirkungsgrad der Vortriebserzeugung durch die Metapodienschwingung habe ich diskutiert und im wesentlichen auf den Schwimmhaareffekt zurückgeführt. Die Wirkungsweise der Schwimmhaare wurde genau untersucht.

6. Je größer die eingesetzte Lokomotionskraft ist, desto besser wird sie ausgenutzt.

7. Die Größe der von *Acilius* produzierten mechanischen Energie gegen die insgesamt zur Verfügung stehende Energie wurde berechnet und der Energieverbrauch bei verschiedenen Schwimmgewohnheiten festgestellt.

8. Bei der normalen Lokomotionsform fällt der Lokomotionsenergieverbrauch kaum ins Gewicht. Im Notfall kann eine große Energie für blitzschnelles Schwimmen eingesetzt werden, die durch die Leistungsfähigkeit der Ruderorgane gut ausgenutzt wird.

9. Bei $v = 25{,}7$ cm/sec ist der Arbeitsumsatz von *Acilius* gleich dem Ruheumsatz, wonach selbst sehr schnelle Schwimmgeschwindigkeiten den Energiehaushalt nicht übermäßig beanspruchen.

10. Bei der Analyse der Unterwasser-Steuerung ergaben sich etwa 12 Grundsteuerungsmöglichkeiten, die auf verwickelte Weise kombiniert werden können.

11. Bei sehr verschieden großen Dytisciden läßt sich bei weitgehender morphologischer und biologisch-ökologischer Ähnlichkeit mehrminder konstante Relativgeschwindigkeit nachweisen.

12. Von verschieden großen Dytisciden sind die kleinen Hydroporinen dynamisch und energetisch am günstigsten gestellt. *Dytiscus* hat die obere, energetisch sinnvolle Körpergröße erreicht.

Summary

1. For the analysis of the swimming process in Dytiscidae I developed a special high-frequency cinematographic produce, and I built some current apparatus.

2. The flattened *Acilius* torso allowes superior swimming stability with the best current adaptation ($c_w = 0{,}23$).

3. The cinematic of the meso- and metapodien, previously discuted in detail, yields, together with the morphological development, excellent adaptation to the fluid medium and particularly to the special purpose of application. Meso- and metapodien have different tasks.

4. The swimming habits, -speeds and -parameters of *Acilius* were analysed and their usefulness shown.

5. I discuted the high degree of efficiency of production of forward drive through the swinging of the metapodien and attributed it essentially to the swim-hair effect. The method of operation of the swimming-hairs was carefully investigated.

6. The greater the applied power of locomotion is, the better is it made use of.

7. The amount of mechanical energy produced by *Acilius* was calculated against the entire energy at disposal, and the consumation of energy in different swimming habits was determined.

8. In the normal form of locomotion the consumption of locomotion energy is negligible. In a case of emergency considerable energy can be applied for extremely fast swimming, which is made good use of through the efficiency of the swimming organ.

9. At $v = 25{,}7$ cm/sec the work turn-over of *Acilius* is equal to the resting turn-over, according to which the very fast swimming speeds do not make immediate claim on the household of energy.

10. In the analysis of the underwater-steering about twelve possibilities of basic-steerings were found, which can be combined in an involved way.

11. In Dytiscidae of markedly different sizes a more or less constant relative speed was shown in extensive morphological and biological similarity.

12. Of the different sized Dytiscidae the small Hydroporinae are best equipped dynamically and energetically. *Dytiscus* has attained the superior, energetically meanfull bodysize.

Literatur

AMANS, L.: Comparaison des organes de la locomotion aquatique. Ann. Sci. nat. Zool., Sèr. VII **6** (1888). — BALDUS, K.: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **6**, 99 (1927). — BAUER, A.: Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. **95**, 594 (1910). — BAYER, M.: Über die Morphologie des Femur-Tibia-Gelenks bei Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1**, 373 (1924). — BUDDENBROCK, W. v.: Das Schwimmen wirbelloser Tiere. In BETHÉS Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15, S. 305. 1930. — Über kinetische und statische Leistungen großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. **22**, 675 (1934). — CZWALINA, A.: Die Mechanik des schwimmenden Körpers, 1. Aufl. Leipzig 1956. — FISCHER, O.: Methodik der speziellen Bewegungslehre. In Handbuch der physiologischen Methodik (Hrsg. R. TIGERSTEDT), Bd. 1, S. 120. — HEMPEL, G.: Die Energetik des Feldheuschreckensprungs. Z. vergl. Physiol. **34**, 26 (1952). — Laufgeschwindigkeit und Körpergröße bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **36**, 261 (1954). — HEUMANN, L.: Vergleichende Untersuchungen über Hydrostatik einiger Schwimmkäfer und ihrer Larven. Z. vergl. Physiol. **31**, 58 (1949). — HÜTTE: Des Ingenieurs Taschenbuch, Bd. 1, Theoretische Grundlagen, 28. Aufl. Berlin 1954. — JACOBS, W.: Vom Problem des spezifischen Gewichts bei Wassertieren. Naturwiss. Rdsch. **9**, 398 (1949). — Fliegen, Schwimmen, Schweben, 2. Aufl. Berlin 1954. — JONES, G. A.: High speed Photography. London 1952. — KARNY, H.: Biologie der Wasserinsekten. Wien 1934. — KITTEL, A.: Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. **28**, 533 (1941). — KORSCHELT, E.: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., Bd. I. Leipzig 1923. — LAMBERT, R., et G. TEISSIER: Theorie de la similitude biologique. Ann. de Physiol. **3**, 212 (1927). — LUDWIG, W.: Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). Z. vergl. Physiol. **13**, 397 (1931). — POLKE: Unveröff. Staatsexamenarbeit. Nat. Math. Fak. Mainz 1949. — PRANDTL, L.: Abriß der Strömungslehre. Braunschweig 1931. — ROTH, W.: Untersuchungen über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Int. Rev. d. Hydrobiol. **2**, 187, 668 (1909). — STANGE, K.: Die zweckmäßige Auswertung von punktweise aufgenommenen Zeit-Weg-Linien. Ing.-Arch. **7** (1948). — STORCH, O.: Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikrozeitlupenaufnahmen analysiert. Verh. dtsch. zool. Ges. **33**, 118 (1929). — STRAUSS-DÜRKHEIM, H.: Considerations générales sur l'anatomie compareé des animaux articules. Paris 1828. — WESENBERG-LUND, C.: Biologische Studien über Dytisciden. Int. Rev. d. Hydrobiol. Biol. Suppl. **5**, 1 (1913).

Dr. WERNER NACHTIGALL, Zool. Institut der Universität München, Luisenstr. 14

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

9. At $v = 25{,}7$ cm/sec the work turn-over of *Acilius* is equal to the resting turn-over, according to which the very fast swimming speeds do not make immediate claim on the household of energy.

10. In the analysis of the underwater-steering about twelve possibilities of basic-steerings were found, which can be combined in an involved way.

11. In Dytiscidae of markedly different sizes a more or less constant relative speed was shown in extensive morphological and biological similarity.

12. Of the different sized Dytiscidae the small Hydroporinae are best equipped dynamically and energetically. *Dytiscus* has attained the superior, energetically meanfull bodysize.

Literatur

AMANS, L.: Comparaison des organes de la locomotion aquatique. Ann. Sci. nat. Zool., Sèr. VII **6** (1888). — BALDUS, K.: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **6**, 99 (1927). — BAUER, A.: Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. **95**, 594 (1910). — BAYER, M.: Über die Morphologie des Femur-Tibia-Gelenks bei Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1**, 373 (1924). — BUDDENBROCK, W. v.: Das Schwimmen wirbelloser Tiere. In BETHÉS Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15, S. 305. 1930. — Über kinetische und statische Leistungen großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. **22**, 675 (1934). — CZWALINA, A.: Die Mechanik des schwimmenden Körpers, 1. Aufl. Leipzig 1956. — FISCHER, O.: Methodik der speziellen Bewegungslehre. In Handbuch der physiologischen Methodik (Hrsg. R. TIGERSTEDT), Bd. 1, S. 120. — HEMPEL, G.: Die Energetik des Feldheuschreckensprungs. Z. vergl. Physiol. **34**, 26 (1952). — Laufgeschwindigkeit und Körpergröße bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **36**, 261 (1954). — HEUMANN, L.: Vergleichende Untersuchungen über Hydrostatik einiger Schwimmkäfer und ihrer Larven. Z. vergl. Physiol. **31**, 58 (1949). — HÜTTE: Des Ingenieurs Taschenbuch, Bd. 1, Theoretische Grundlagen, 28. Aufl. Berlin 1954. — JACOBS, W.: Vom Problem des spezifischen Gewichts bei Wassertieren. Naturwiss. Rdsch. **9**, 398 (1949). — Fliegen, Schwimmen, Schweben, 2. Aufl. Berlin 1954. — JONES, G. A.: High speed Photography. London 1952. — KARNY, H.: Biologie der Wasserinsekten. Wien 1934. — KITTEL, A.: Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. **28**, 533 (1941). — KORSCHELT, E.: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., Bd. I. Leipzig 1923. — LAMBERT, R., et G. TEISSIER: Theorie de la similitude biologique. Ann. de Physiol. **3**, 212 (1927). — LUDWIG, W.: Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). Z. vergl. Physiol. **13**, 397 (1931). — POLKE: Unveröff. Staatsexamenarbeit. Nat. Math. Fak. Mainz 1949. — PRANDTL, L.: Abriß der Strömungslehre. Braunschweig 1931. — ROTH, W.: Untersuchungen über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Int. Rev. d. Hydrobiol. **2**, 187, 668 (1909). — STANGE, K.: Die zweckmäßige Auswertung von punktweise aufgenommenen Zeit-Weg-Linien. Ing.-Arch. **7** (1948). — STORCH, O.: Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikrozeitlupenaufnahmen analysiert. Verh. dtsch. zool. Ges. **33**, 118 (1929). — STRAUSS-DÜRKHEIM, H.: Considerations générales sur l'anatomie compareé des animaux articules. Paris 1828. — WESENBERG-LUND, C.: Biologische Studien über Dytisciden. Int. Rev. d. Hydrobiol. Biol. Suppl. **5**, 1 (1913).

Dr. WERNER NACHTIGALL, Zool. Institut der Universität München, Luisenstr. 14

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Vor kurzem erschien:

Handbuch der experimentellen Pharmakologie

Begründet von A. HEFFTER, fortgeführt von W. HEUBNER

Ergänzungswerk

Herausgegeben von Dr. O. EICHLER, Professor der Pharmakologie an der Universität Heidelberg, und A. FARAH, M. D., Professor der Pharmakologie an der State University of New York

Dreizehnter Band

The Alkali Metal Ions in Biology

I. The Alkali Metal Ions in Isolated Systems and Tissues

By Professor Dr. HANS H. USSING, Institute of Biological Chemistry, University of Copenhagen

II. The Alkali Metal Ions in the Organism

By Dr. POUL KRUHØFFER, Medicinsk-Fysiologiske Institut Copenhagen, Dr. J. HESS THAYSEN, Medicinsk afdeling, Rigshospitalet Copenhagen, and Dr. NIELS A. THORN, Medicinsk-Fysiologiske Institut Copenhagen. Mit 47 Abbildungen. XII, 598 Seiten Gr.-8°. 1960. (In englischer Sprache.) Steif geheftet DM 128,—

CONTENTS

The alkali metal ions in isolated systems and tissues: General introduction. Physical and chemical properties of the alkali metal ions. Role of alkali metal ions in enzymatic processes. Effect of alkali metal ions in mitochondria. Metabolic effects on tissues and tissue slices. Distribution of the alkali metal ions between cells and their surroundings. Active and passive transport of the alkali metal ions. Relation of the alkali metal ions to bioelectric phenomena. Role of the alkali metal ions in muscular contraction · The alkali metal ions in the organism: Introduction. Distribution of alkali metals in body compartments and tissues. Total body contents of sodium and potassium. Total exchangeable sodium and potassium. Handling of alkali metal ions by the kidney. Handling of alkali metals by exocrine glands other than the kidney. Intestinal absorption of alkali metal ions. Intakes and general turnovers. Effects of excesses and deficits. Internal shifts and displacements of alkali metal ions. Author Index · Subject Index.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany